annales de l'amélioration des plantes

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

I. N. R. A.

Centre de Recherches de RENNES

STATION D'AMÉLIORATION DES PLANTES

B.P. 29 - 35650 LE RHEU

Tél. : (99) 00.71.92

Trimestriel

1971

Vol. 21. N° 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (1), 5-13.

PRINCIPES D'UNE ÉTUDE DU DÉTERMINISME DE LA VIGUEUR EN VUE DE LA CRÉATION DE VARIÉTÉS NOUVELLES DE PORTE-GREFFES DE VIGUEUR DONNÉE

M. RIVES

Station de Recherches de Viticulture,
Centre de Recherches de Bordeaux, 33 - Pont-de-la-Maye
Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

Les problèmes posés par la trop grande vigueur des vignes modernes suggèrent qu'une solution peut être trouvée dans la création de variétés de porte-greffes conférant une faible vigueur aux associations auxquelles ils participent.

L'étude d'essais de vignes comportant toutes les associations possibles entre différentes variétés de porte-greffes et de greffons révèle la présence constante d'effets significatifs de ces deux facteurs et d'une interaction significative entre eux. Ceci est vrai pour la vigueur mesurée par le poids des bois enlevés à la taille et pour la production de grappes.

Cette constatation permet de définir une *vigueur conférée* par le porte-greffe à l'association à laquelle il prend part, effet additif de la variété de porte-greffe, une *vigueur du greffon*, également additive, et une *affinité*, effet non-additif propre à l'association particulière à une variété de porte-greffe et d'une variété de greffon.

L'analogie avec l'aptitude générale à la combinaison et l'aptitude spécifique à la combinaison chez les plantes où l'on utilise l'hétérosis, permet de proposer les termes *à aptitude générale à l'association* pour la vigueur conférée et *d'aptitude spécifique à l'association* pour l'affinité.

A partir de ces définitions, on propose l'établissement d'essais destinés à mesurer ces effets en vue de rechercher leurs corrélations avec des caractères physiologiques des plantes des variétés de porte-greffes qui permettraient de mettre au point des tests précoces de la vigueur comparée sans attendre les résultats du greffage pour la sélection de variétés de porte-greffes de vigueur donnée.

Mots clés : *création de variétés, porte-greffes, vigne, vigueur.*

INTRODUCTION

La « vigueur » des vignes est un facteur important de leur production. On l'estime par exemple, par le poids des bois enlevés à la taille.

On montre en effet facilement que cette mesure est liée au poids de vendange par une corrélation élevée. HUGLIN (1958) a montré que l'initiation florale est une fonction croissante de la vigueur des sarments mesurée par leur diamètre. Nous avons

trouvé expérimentalement que le poids d'un sarment est en corrélation positive étroite avec la surface des feuilles qu'il porte. La corrélation trouvée entre poids des bois, vigueur et production s'explique donc bien. Le poids des bois a d'autre part l'avantage d'être moins fluctuant que celui des grappes.

Mais une vigueur élevée se traduit pendant la phase rapide de végétation de la vigne par une grande vitesse de croissance des sarments. Dans les cas de grande vigueur, la compétition pour les assimilats entre les apex et les ovaires au moment de la floraison provoque le phénomène de coulure : c'est la perte totale ou partielle des inflorescences, pourtant ébauchées l'année précédente, en corrélation positive avec cette même vigueur.

D'autre part, le feuillage compact porté par les vignes vigoureuses forme un milieu favorable aux maladies cryptogamiques, en particulier à la pourriture grise.

Enfin, dans certains de nos essais, la vigueur des vignes bien alimentées, surtout quand le peuplement est faible, est, semble-t-il, corrélative d'une certaine dilution des arômes et des matières colorantes, même pour les rendements raisonnables qui n'affectent pas la teneur en sucre des baies.

Ce sont là quelques raisons qui font souhaiter la création de variétés de porte-greffes « faibles », qui contribueraient à pallier les inconvénients de ces méthodes modernes tout en en sauvegardant les avantages évidents.

La « vigueur » d'une variété de porte-greffe est, bien entendu, comprise ici comme la propriété de cette variété de conférer une vigueur donnée aux assemblages greffon-porte-greffe dans lesquels elle entre. Cette propriété ne semble pas être en corrélation avec la vigueur des plantes de la variété de porte-greffe cultivée pour elle-même, comme le montre par exemple la comparaison entre le *Riparia-Gloire de Montpellier*, porte-greffe « faible », et le *SO4*, porte-greffe assez vigoureux, dont les plantes ont des vigueurs comparables.

Pour préciser les idées nous proposons d'utiliser pour qualifier les porte-greffes les expressions « vigueur propre » pour ce qui concerne la variété de porte-greffe en tant que plante, et « vigueur conférée » pour celle qu'elle confère à l'assemblage où elle participe.

La mesure directe de la vigueur conférée des porte-greffes pour les besoins d'une telle création implique un déploiement expérimental impossible à envisager : il s'agirait en effet d'éprouver peut-être des milliers de nouveaux clones obtenus de semis, après les avoir greffés, dans une expérimentation de longue durée.

En l'absence de tests précoces de la vigueur conférée permettant de prévoir celle-ci par des mesures directes avant tout greffage, on en est donc réduit à faire cette mesure tout à fait à la fin du processus de création des variétés, sur les clones nouveaux qui ont subi avec succès les épreuves portant sur les autres caractères recherchés, ce qui risque de réduire l'efficacité immédiate de la sélection pour la vigueur conférée.

De plus, le choix des géniteurs serait beaucoup plus sûr et beaucoup plus efficace si on pouvait le baser sur l'évaluation de la valeur moyenne de descendances de croisements, dans un essai diallèle ou dans un essai à parent constant par exemple, ce qui n'est faisable que si l'on dispose de tests précoces.

Il est donc nécessaire d'étudier les mécanismes physiologiques de la vigueur conférée afin de mettre au point des tests précoces applicables aux populations issues de semis avant tout greffage.

Toute spéculation sur la nature physiologique du phénomène est cependant prématurée tant qu'on ne sait pas le mesurer et qu'on n'est pas à même de se référer à des données expérimentales précises sur des porte-greffes différents, permettant de mettre en corrélation de ces données les mesures, obtenues par ailleurs, de telle ou telle propriété biochimique ou physiologique de ces porte-greffes ou des assemblages porte-greffe-greffon où ils entrent.

POUR UNE DÉFINITION DE LA VIGUEUR

Tout d'abord, la notion même de vigueur demande à être définie si l'on veut la mesurer. La littérature en la matière révèle de profondes divergences entre les auteurs, divergences qui se cristallisent sur les termes de vigueur et d'affinité et qui proviennent semble-t-il du fait que les définitions de ces phénomènes sont extrêmement vagues, intuitives et souvent différentes.

Dans un rapport à l'O. I. V., Dalmasso (1950) analyse la controverse entre les tenants du terme « affinité » et ses adversaires.

L'affinité, définie comme « l'harmonie qui règne entre greffon et sujet » est bien « une entité qui ne peut être appréciée » (Branas, Bernon et Levadoux, 1940).

Les mêmes notent « qu'elle a conduit à considérer que les greffons et les sujets les plus vigoureux avaient finalement plus d'affinité que les autres puisqu'ils donnaient les assemblages les plus puissants ».

Mais Gonde (1950) note que « la nature de l'affinité étant loin d'être précisée, il est tout à fait impossible de préciser *a priori* la nature des observations à faire ».

Nous allons voir que l'analyse d'essais simples, mais bien faits, permet de donner une définition claire et utilisable des différents phénomènes qui composent « la variation produite par le comportement différencié, révélé par les cépages greffons devant certains porte-greffes »... (Freitas, 1945 cité par Dalmasso, 1950).

Précisons qu'il s'agit ici de trouver des *définitions* et non des explications. En permettant des mesures objectives, ces définitions rendront à leur tour possibles des études sur les causes et les mécanismes.

Il s'agit en effet d'analyser le comportement de tous les assemblages possibles entre des variétés de greffons et des variétés de porte-greffes, représentatives de l'ensemble de variétés mises en œuvre par la viticulture.

ANALYSE DE RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

Nous prendrons comme exemple un essai dont les résultats ont été publiés par Snyder et Harmon (1948). Il s'agit de toutes les combinaisons possibles de huit variétés de greffons et de neuf variétés de porte-greffes. (Nous nous sommes limités aux variétés possédant la série complète des données). Snyder et Harmon ont publié le tableau des moyennes de parcelles de 10 souches sur 10 années pour le poids des bois de taille et le rendement.

Nous ne reviendrons pas sur les principes de l'analyse statistique qui font l'objet d'un article compagnon de celui-ci (RIVES, 1971 *a*).

L'analyse de cet essai montre que le résultat observé pour un assemblage est la somme d'un élément attribuable à la variété greffon, d'un élément attribuable à la variété porte-greffe et d'un élément qui dépend uniquement de la combinaison particulière dans cet assemblage.

On a par exemple. :

$$V_A = V_G + V_{PG} + V_{G \times PG}$$

En termes statistiques, on peut donc décomposer la variation observée entre tous les assemblages possibles d'une série de greffons et d'une série de porte-greffes, en deux parts de variation attribuables à des effets *additifs* propres aux porte-greffes (V_{PG}) et aux greffons (V_G), et une part due à des effets *non-additifs* et propres à chaque combinaison porte-greffe-greffon ($V_{G \times PG}$).

Au niveau d'un assemblage on aura donc le modèle suivant :

$$y_{ij} = m + p_i + g_j + pg_{ij}$$

où m est la moyenne p_i, g_j sont les effets additifs du porte-greffe et du greffon, pg_{ij} l'effet propre à l'assemblage ; il est évident que les valeurs de ces effets peuvent être positives ou négatives.

On a ainsi décomposé l'influence du porte-greffe sur la vigueur en deux fractions dont on remarque l'analogie formelle avec l'aptitude générale et l'aptitude spécifique à la combinaison chez les lignées de plantes allogames.

La controverse à laquelle nous avons fait allusion ci-dessus est en fait basée sur le désaccord de ceux qui comme BRANAS, BERNON et LEVADOUX (1940) envisagent surtout des effets additifs (« les greffons et les sujets les plus vigoureux... donnent les assemblages plus puissants »), et ceux qui avec FREITAS (1945) parlent du « comportement différencié, révélé par les cépages greffons devant certains porte-greffes » c'est-à-dire des effets non-additifs. Notre exemple montre qu'il n'y a pas exclusion mutuelle des deux concepts, bien au contraire. L'analyse de plusieurs autres essais montre que c'est une situation générale.

Nous proposons donc de considérer comme « vigueur » du greffon ou du porte-greffe, l'effet additif attribuable à chaque variété et qui se manifeste vis-à-vis de tout autre partenaire, et comme « affinité » l'effet non-additif propre à l'assemblage particulier d'un greffon et d'un porte-greffe donnés.

Il s'agit là d'une définition *a priori* avec toute la part d'arbitraire que cela comporte ; elle a l'avantage d'être objective puisque basée exclusivement sur l'analyse de données expérimentales, globales et statistiques sans faire intervenir d'éléments physiologiques ; elle est utile, donc efficace, car elle permet de fixer un vocabulaire commun et sans ambiguïté.

Par extension, la vigueur sera la propriété des partenaires impliqués dans un assemblage de contribuer de manière additive à la vigueur de cet assemblage et l'affinité celle de se comporter de manière singulière à l'occasion d'un assemblage particulier.

Pour utiliser l'analogie ci-dessus signalée avec les aptitudes générale et spécifique à la combinaison, on pourra préciser encore nos définitions en substituant au

terme de « vigueur conférée » l'expression « aptitude générale à l'association », à celui d'affinité, celle « d'aptitude spécifique à l'association » (HUET et BRIAN comm. pers.).

L'INCOMPATIBILITÉ DE GREFFE

Nous avons jusqu'ici soigneusement évité de parler d'un autre ordre de phénomène, qui est constitué par les incompatibilités de greffe.

On sait de manière générale que certains assemblages conduisent à des échecs rapides pour des raisons diverses.

Avec DUQUESNE (1969), on peut classer les incompatibilités en trois catégories :

— l'incompatibilité interspécifique qui est réciproque,
— l'incompatibilité de translocation qui n'existe que dans un sens,
— l'incompatibilité virale.

Chez la Vigne, on connait un exemple de la première avec l'incompatibilité des greffes entre V. *rotundifolia* (RAVAZ et GOUIRAND, 1894) et les *Euvites*. On peut rapporter le cas du *Jaoumet* et du *57 R* (JACOB, 1942 ; BOUBALS et HUGLIN, 1950), ainsi que les autres cas rapportés par JACOB, à la seconde. Le virus du yellow Vein (GOHEEN comm. pers.) semble provoquer une incompatibilité avec certaines variétés hypersensibles dont les greffons meurent quand on les greffe sur un porte-greffe infecté.

Il est évidemment difficile de séparer nettement les cas extrêmes d'incompatibilité très retardées (40 ans chez le noyer!) et d'affinité négative très marquée. C'est une frange de cas marginaux inévitable. L'expérience montre que chez la vigne leur fréquence est sans doute faible.

L'INFLUENCE DU MILIEU

A l'interaction porte-greffe × greffon que constitue l'affinité s'ajoute évidemment une interaction avec le milieu.

De même que les greffons ne se classent pas de la même manière, suivant le porte-greffe sur lequel ils sont greffés, de même le classement des assemblages varie suivant les endroits où sont faits les essais.

FREITAS et DA SILVA PATO (1965) ont publié des résultats d'essais portant sur les données cumulées des dix années de 1950 à 1959, pour trois variétés de greffons, douze variétés de porte-greffes et quatre localités. Bien qu'on puisse critiquer l'analyse de variance adoptée, on y constate que les interactions porte-greffes × localités, localités × greffons, greffons × porte-greffes et leur interaction triple sont significatives.

L'idée d'une additivité pure et simple est donc à rejeter à tous les points de vue, malgré sa séduction. Cependant il reste que les effets principaux additifs existent et qu'en première approximation, on peut se baser sur eux pour classer les porte-greffes au moins en fonction de la vigueur conférée générale qu'ils communiquent à un ensemble de greffons.

PROPOSITION POUR UNE ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA VIGUEUR CONFÉRÉE

Une voie d'approche du problème de l'origine des différences de vigueur conférée, ainsi définie, entre différents porte-greffes peut donc être constituée par l'installation d'essais qui permettent d'établir un tel classement puis d'étudier les corrélations de ce classement avec tel ou tel caractère biochimique ou physiologique mesuré par ailleurs sur les mêmes variétés.

L'idée la plus simple est celle de prendre des variétés connues, par exemple celles qui sont utilisées actuellement de manière courante. C'est ce qu'on fait pour préciser la valeur de ces variétés pour une situation donnée.

Mais pour notre propos, deux sortes de raisons rendent cette solution indésirable : du point de vue statistique, il semble souhaitable d'obtenir un échantillon non biaisé de la population théorique des génotypes dont il est possible d'envisager l'obtention, puisque le but final de l'entreprise est la création de nouvelles variétés ; or la gamme actuelle est incomplète au point de vue génétique : plusieurs espèces qui peuvent être utiles comme géniteurs : *V. monticola, V. rubra, V. cinerea,* n'y sont pas représentées, et on a des raisons de penser (BRANAS, BERNON et LEVADOUX, 1940 citation ci-dessus) qu'elle est un échantillon biaisé dans le sens de la vigueur conférée la plus élevée pour chaque groupe génétique. Du point de vue sanitaire, on risque d'introduire dans l'essai des variables parasites et incontrôlées sous forme de maladies à virus.

Une solution meilleure, à notre avis, consiste à utiliser un échantillon de génotypes nouveaux en cours de sélection (clones obtenus récemment de semis). Le biais introduit par les tris préalables effectués sur de tels clones ne risque que peu d'influer sur leur vigueur conférée puisque aucun des tris précoces n'est fait sur cette caractéristique.

Leur obtention récente minimise le risque de viroses. Rien n'empêche d'introduire quelques variétés connues sous forme de clones indexés à titre de témoins.

La technique d'essai à double entrée basée sur le « modèle à effets aléatoires » et que nous rappelons d'autre part (RIVES, 1971 *b*) est alors utile. En partant d'un échantillon de la population des génotypes possibles de porte-greffes et de greffons, elle permet, moyennant la comparaison de tous les assemblages possibles entre un ensemble de variétés de greffons et un ensemble de clones de porte-greffes, dans un échantillon de milieux différents, d'estimer les composantes de la variation de la vigueur et de caractériser chaque clone de porte-greffe par son effet additif « vigueur conférée ». Le classement obtenu permet alors de rechercher des caractères mesurés sur les clones eux-mêmes qui soient corrélatifs de cette vigueur. L'analyse de « l'affinité » permet de rechercher quels caractères des deux partenaires, quelles propriétés de l'assemblage, sont liés à cet effet particulier. Le projet que nous proposons est donc l'établissement en divers lieux d'essais de tous les assemblages possibles entre des génotypes de porte-greffes en cours de sélection et des variétés représentatives de greffons.

Dans la mesure où l'essai comporte des témoins constitués par des variétés connues, il est également possible de l'utiliser comme essai à effets fixés et d'établir

le classement relatif des variétés nouvelles qui y sont incluses en fonction de ces témoins. Cela permettra de combiner l'aspect théorique avec l'utilité pratique de l'évaluation de nouvelles variétés.

Par exemple, un essai portant sur les 600 assemblages entre 30 porte-greffes et 20 greffons, avec 5 répétitions d'une souche, nécessite 3 000 souches. L'analyse de variance laisse 2 400 degrés de liberté pour l'estimation de l'erreur ce qui permet donc une précision considérable. S'il y a *r* répétitions, *p* porte-greffes et *g* greffons, l'erreur est basée sur *pg* (*r*-1) degrés de liberté. Avec deux répétitions (soit 1 200 souches) on aurait donc déjà 600 degrés de liberté à ce niveau, ce qui est largement suffisant.

HYPOTHÈSES SUR LES RÉSULTATS

Il serait prématuré de faire des prévisions au sujet des caractères des porte-greffes liés à la vigueur conférée et de la probabilité de leur signification à ce sujet.

Cependant, un certain nombre de faits connus peuvent suggérer des voies d'approche ou au moins montrer que la méthode que nous proposons a des chances d'aboutir à un résultat positif.

Les travaux de MULLINS (1966, 1967, 1968) ont montré l'importance des racines dans le contrôle de l'équilibre entre croissance végétative des tiges et développement des inflorescences au début de la végétation. Les mêmes expériences suggèrent que c'est par la fourniture de cytokinines à la tige en voie de croissance que les racines interviennent. On sait (NITSCH et NITSCH, 1965) que l'on trouve de telles substances dans la sève de vigne (pleurs) de même d'ailleurs que des gibberellines (SKENE, 1967) dont l'importance semble établie par les travaux analogues faits sur les porte-greffes du pommier à la Station d'Arboriculture Fruitière, I. N. R. A., d'Angers. De plus, la température des racines a une influence sur la croissance aérienne totale (WOODHAN et ALEXANDER, 1966) et sur la composition des cytokinines dans la sève (SKENE et KERRIDGE, 1967). Enfin BUTTROSE et MULLINS (1968) ont montré que quand le volume du système radiculaire d'une plante est limité artificiellement par une résection périodique, on observe une réduction corrélative de la croissance des tiges.

Une des voies de la régulation de la vigueur par le porte-greffe peut donc être sa capacité de fournir au greffon des cytokinines, des gibberellines ou d'autres substances de croissance d'une manière quantitativement et qualitativement caractéristique de la variété.

On se souviendra à cet égard qu'une action du porte-greffe sur le sexe des fleurs du greffon pourrait être rapportée à la fourniture de cytokinines particulières (DOAZAN et RIVES, 1967).

Il apparaît d'autre part que la nutrition minérale est fortement influencée par le porte-greffe. Le cas de la chlorose calcaire est bien connu, comme celui de la sensibilisation à la carence en magnésium par le porte-greffe 44-53.

Inversement, il est possible que des métabolites du greffon, transportés pour être stockés dans le système radiculaire, aient une influence sur la manière dont le porte-greffe les lui rétrocède après transformation. C'est là la source d'une interaction, si à son tour cette modification est, pour un greffon donné, spécifique de la variété de porte-greffe.

On se trouve donc en présence d'un projet d'étude qui commencera au niveau d'essais viticoles au champ, mais qui, dès l'abord, prévoit l'intervention de physiologistes, de biochimistes et d'agronomes. La démarche proposée : définition, mesure et caractérisation des phénomènes et de leur variation dans une gamme de génotypes différents, analyse de leurs fonctionnements physiologiques et mise en corrélation de tous les résultats obtenus, nous semble un exemple typique d'une recherche orientée tirant le maximum de la coopération, à tous les niveaux de la recherche, de disciplines différentes.

Reçu pour publication en Juillet 1970.

REMERCIEMENTS

Nous remercions tout particulièrement nos collègues ; D. BOUBALS, C. BRIAN, J. HUET, P. HUGLIN, R. POUGET et R. WAGNER qui ont bien voulu lire notre manuscrit et nous faire part de leurs observations.

SUMMARY

PRINCIPLES OF A STUDY OF THE DETERMINATION OF VIGOUR IN REFERENCE TO THE CREATION OF NEW VARIETIES OF ROOTSTOCK WITH A GIVEN VIGOUR

The problems posed by the excessive vigour of modern vines may be solved by creating rootstock varieties that will reduce the vigour of the plant of which they form part.

A study of experiments with vines including all possible unions between different varieties of rootstock and scion reveals constant significant effects from these two factors and a definite interaction between them. This remains true whether vigour is measured by the weight of a wood removed at pruning or by the yield of bunches produced.

This finding makes it possible to define the « given vigour », given to the plant by the rootstok, which is the additive effect of the rootstock's variety, the vigour of the scion, like-wise additive, and the *affinity*, the non-additive effect of the particular union of one variety of rootstock with one variety of scion.

The analogy with general and specific combining ability in plants where heterosis is used suggests the terms *general associating ability* for the given vigour and *specific associating ability* for the affinity.

These qualities having been defined, it is proposed that there should be a series of trials that would measure these effects in order to discover their correlations with physiological characters in plants grown on different varieties of rootstock. This would make it possible to establish early tests of comparative vigour without having to wait for the results of grafting before selecting rootstock varieties of a given vigour.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOUBALS D., HUGLIN P., 1950. Étude de l'incompatibilité au greffage de certains cépages et du *57 R. Progr. Agric. vitic.*, **142**, 183-189.

BRANAS J., BERNON G., LEVADOUX L., 1940. Les porte-greffes en viticulture. *Bull. Off. internation. Vigne*, **140**, 29-96 ; **141**, 66-105.

BUTTROSE M. S., MULLINS M. G., 1968. Proportional reduction in shoot growth of grapevines with root systems maintained at constant relative volumes by repeated pruning. *Austral. J. biol. Sci.*, **21**, 1095-1101.

DALMASSO G., 1950. Reconstitution des vignobles par le greffage sur vignes américaines. *Bull., Off internation. Vigne. Vin*, **237**, 50-83.

DOAZAN J. P., RIVES M., 1967. Sur le déterminisme du sexe dans le genre *Vitis*. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 105-111.

DUQUESNE J., 1969. Incompatibilité de greffe intraspécifique chez *Prunus armeniaca*. Induction par un facteur transmissible par inoculation. *Ann. Amélior. Plantes*, **19**, 59-80.

FREITAS A. G. B. (de), DA SILVA PATO M. A., 1965. Influencia das condições ecológicas e das cultivares na produção vinicola. Ensaios no concelho de Torres Vedras. *Vinea Vino Ser. I Vitic.*, **2**, 1-100.

GONDE H., 1950. Reconstitution des vignobles par le greffage sur vignes américaines. Rapport français. *VIe Congrès Intern. Vigne et Vin*, **1**, 311-357.

HUGLIN P., 1958. Recherches sur les bourgeons de la vigne : initiation florale et développement végétatif. *Ann. Amélior. Plantes*, **8**, 113-272.

JACOB H. E., 1942. Examples of incompatibility between grape varieties and root-stocks. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **41**, 201-203.

MULLINS M. G., 1966. Tests plants for investigations of the physiology of fruiting in *Vitis vinifera* L. *Nature*, **209**, 419-420.

MULLINS M. G., 1967. Morphogenetic effects of roots and of some synthetic cytokinins in *Vitis vinifera* L. *J. exp. Bot.*, **18**, 206-214.

MULLINS M. G., 1968. Regulation of inflorescence growth in cuttings of the grape vine (*Vitis vinifera* L.) *J. exp. Bot.*, **19**, 532-543.

NITSCH J. P. et NITSCH C., 1965. Présence de phytokinines et autres substances de croissance dans la sève d'*Acer saccharum* et de *Vitis vinifera*. *Bull. Soc. bot. France*, **112**, 11-18.

RAVAZ L., GOUIRAND G., 1894. Recherches sur l'affinité des vignes greffées. *Rev. Vitic.*, **1**, 201-204, 281-288 ; **2**, 126-128, 173-174.

RIVES M., 1971 *a*. L'utilisation du critère d'additivité de TUKEY pour la détection des interactions entre facteurs dans les essais à deux entrées. *Ann. Amélior. Plantes*, **21**.

RIVES M., 1971 *b*. Modèles à effets fixés, modèles à effets aléatoires dans l'analyse de la variance. *Ann. Amélior. Plantes.*, **21**.

SKENE K. G. M., KERRIDGE G. H., 1967. Effect of root temperature on cytokinin activity in root exudates of *Vitis vinifera* L. *Plant. Physiol.*, **42**, 1131-1139.

SNYDER E., HARMON F. N., 1948. Comparative value of nine root-stocks for ten *vinifera* grape varieties *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **51**, 287-294.

WOODHAM R. C., ALEXANDER Mc D. E., 1966. The effect of root temperature on development of small fruiting *Sultana* vines. *Vitis*, **5**, 345-350.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (1), 15-21.

L'UTILISATION DU CRITÈRE D'ADDITIVITÉ DE TUKEY POUR LA DÉTECTION DES INTERACTIONS ENTRE FACTEURS DANS LES ESSAIS A DEUX ENTRÉES

M. RIVES

Station de Recherches de Viticulture,
Centre de Recherches de Bordeaux, 33 - Pont-de-la-Maye
Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

Le test de non-additivité de TUKEY peut être utilisé pour déceler les interactions dans les essais à deux entrées sans répétitions. Deux exemples sont donnés.

Mots clés : *additivité, essais à deux entrées, interaction, tests.*

Un essai à deux entrées (two ways experiment) est réalisé chaque fois que chaque parcelle expérimentale subit un traitement qui résulte de la combinaison d'un niveau d'un facteur avec un niveau d'un autre facteur. Il est complet si toutes les combinaisons possibles de niveaux sont représentées le même nombre de fois dans le dispositif.

Le critère de TUKEY (1949, 1955) s'applique chaque fois que l'on veut vérifier si le modèle classique de l'analyse de variance :

$$y_{ij} = m + b_i + c_j + e_{ij} \tag{1}$$

est vérifié, dans un essai à deux entrées complet mais où chaque combinaison n'est présente qu'une fois.

Le dispositif en blocs au hasard est un cas particulier d'essai à deux entrées : les blocs constituent les divers niveaux du facteur « variation du terrain », les variétés ou tout autre type de traitement, ceux du deuxième facteur.

Mais toute autre combinaison de deux facteurs de variation : variétés et densités de peuplement, variétés de greffon et variétés de porte-greffe, par exemple, constitue un essai à deux entrées.

Quand il y a une interaction entre les deux facteurs, cela se traduit par une part de variation due à l'interaction.

Le modèle devient alors :

$$y_{ij} = m + l_i + c_j + g_{ij} + e_{ij}$$

Cette part grossit indûment le carré moyen résiduel ; elle fausse donc les comparaisons de carrés moyens par le critère F, mais elle ne peut être estimée par les voies ordinaires de l'analyse de variance classique des essais à deux voies.

Pour le faire, il faudrait disposer, grâce à la répétition des différentes combinaisons de traitements, d'une estimation indépendante de la variance aléatoire.

Le critère de TUKEY fournit le moyen de détecter la présence d'interactions dans le cas où l'on ne dispose pas de cette répétition. Il permet, en effet, d'estimer, avec un degré de liberté, la part de variance due à la non-additivité. Le résidu, après soustraction de cette part de la somme des carrés résiduelle, fournit une estimation de la variance de l'erreur.

SCHEFFÉ (1959, p. 130)a montré que le calcul de TUKEY est basé sur le modèle suivant :

$$y_{ij} = m + l_i + c_j + \mathrm{K} l_i c_j + e_{ij} \tag{2}$$

et que c'est là la seule forme possible du modèle : on a forcément :

$$g_{ij} = \mathrm{K} l_i c_j \tag{3}$$

L'existence d'interactions, c'est-à-dire d'effets systématiques liés à la combinaison particulière de deux niveaux des deux facteurs, est fréquente.

On peut l'illustrer par un exemple extrême simple : c'est le cas où l'ordre de classement des deux niveaux d'un facteur est inversé dans les deux niveaux de l'autre (fig. 1).

Mais le cas de la figure 2 est aussi un cas d'interaction, où il n'y a aucune différence entre les deux niveaux du premier facteur pour l'un de ceux du second, alors qu'il y en a pour le deuxième niveau de ce dernier.

La figure 3 illustre le cas intermédiaire où les différences entre niveaux d'un facteur ne sont pas constantes pour les différents niveaux de l'autre.

Dans tous ces cas, le modèle (1) n'est pas vérifié.

La présence d'interactions ou de non-additivité est intéressante à déceler pour plusieurs raisons :

— elle peut être simplement le résultat d'une erreur d'appréciation sur le bien-fondé de l'hypothèse qui permet d'écrire le modèle (1),

— on peut rechercher la mise en évidence de l'interaction qui est un élément intéressant par lui-même,

— enfin, elle peut résulter d'une simple inappropriation des échelles de mesure et en particulier de la non-normalité de la distribution des données. Nous avons déjà traité ce dernier cas ailleurs (RIVES, 1960, 1962). Nous ne reviendrons ici à son sujet que pour signaler le danger qui peut survenir de la considération exclusive du point de vue statistique et du désir de forcer les données à devenir additives à tout prix. WEILING (1959) a utilisé, entre autres, le critère de TUKEY dans l'analyse d'un essai de blé dû à SCHMALZ (1958). Quatre traitements de vernalisation étaient appliqués à quarante variétés de blé. On étudiait la résistance au froid en conditions contrôlées des plantes de ces variétés ainsi traitées.

Signalons en passant que c'est là un bon exemple d'essai à deux voies où, étant donné la forme sous laquelle les données sont disponibles (la publication de SCHMALZ

donne les moyennes de notes de résistance de plusieurs répétitions pour chaque combinaison de variété et de traitement, mais non leur variance), on est obligé de recourir au critère de TUKEY pour détecter les interactions puisque chaque combinaison de traitement n'est représentée qu'une fois.

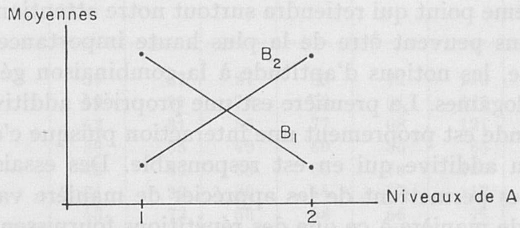


FIG. 1.

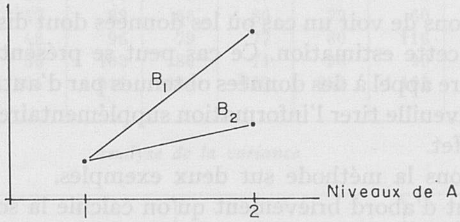


FIG. 2.

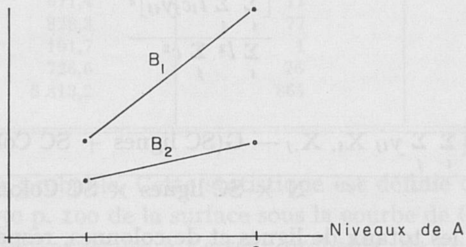


FIG. 3.

WEILING est arrivé, par l'utilisation d'une transformation, à rendre les données additives, donc à supprimer les interactions.

Mais il semble bien que, dans ce cas, la présence d'interactions, c'est-à-dire le fait que le classement des variétés est différent selon le traitement de vernalisation qu'elles ont subi, doive être d'un grand intérêt pour le biologiste : en les supprimant, le statisticien ne le prive-t-il pas d'une information précieuse? On recommandera donc de fournir les deux analyses, avec et sans transformation, et de discuter avec soin les différences qui apparaissent entre leurs conclusions.

La vérification de l'hypothèse d'additivité est rarement pratiquée dans les essais où elle est admise implicitement (essais de variétés en blocs, par exemple) ; elle nous semble cependant recommandable : la présence insoupçonnée d'interactions a évidemment pour résultat de gonfler le carré moyen de l'erreur, donc de diminuer la probabilité de trouver des différences significatives, ce qui est une sécurité. Mais d'une part, cela réduit l'efficacité d'un réseau d'expérimentation, d'autre part, cela

prive le sélectionneur d'une information utile. En effet, les données récentes sur l'interaction entre génotypes et milieu et sur la compétition entre génotypes dans les plantations juxtaposées rendent nécessaire la vérification de l'additivité, la première dans les réseaux d'essais multilocaux, la seconde dans les micro-essais (HANSON *et al.*, 1961).

C'est le deuxième point qui retiendra surtout notre attention.

Les interactions peuvent être de la plus haute importance pour le biologiste. Citons par exemple, les notions d'aptitude à la combinaison générale et spécifique chez les plantes allogames. La première est une propriété additive d'une population de lignées ; la seconde est proprement une interaction puisque c'est la part de variation génétique non additive qui en est responsable. Des essais spéciaux du type croisements diallèles permettent de les apprécier de manière valide : ils sont, bien entendu, disposés de manière à ce que des répétitions fournissent une estimation de l'erreur.

Mais nous venons de voir un cas où les données dont dispose le biologiste ne sont pas appropriées à cette estimation. Ce cas peut se présenter relativement souvent, soit qu'on doive faire appel à des données obtenues par d'autres et publiées de manière partielle, ou qu'on veuille tirer l'information supplémentaire de données de dispositifs non prévus à cet effet.

Nous illustrerons la méthode sur deux exemples.

Rappelons tout d'abord brièvement qu'on calcule la somme des carrés due à la non-additivité, qui estime la part de variation provenant du terme $Kl_i c_j$ soit :

$$\frac{[\sum_i \sum_j l_i c_j y_{ij}]^2}{\sum_i l^2 \sum_j c^2}$$

par la formule

$$\text{SCNA} = \frac{[\sum_i \sum_j y_{ij} \, X_{i.} \, X_{.j} - G(\text{SC lignes} + \text{SC Colonnes} + G^2/N)]^2}{N \times \text{SC lignes} \times \text{SC Colonnes}}$$

où $X_{i.}$ et $X_{.j}$ sont les totaux de lignes et de colonnes, respectivement,
G est le total général.
N le nombre de parcelles du dispositif.
SC lignes et SC colonnes, les sommes de carrés d'écarts de l'analyse de la variance pour les lignes et les colonnes.

Le premier exemple (tabl. 1) est un essai de porte-greffes de vignes dont les résultats ont été publiés par SNYDER et HARMON (1948). Ce sont les moyennes de dix souches pour chaque combinaison, exprimées en dixièmes de livres. Le porte-greffe nº 2 (1613 C) a été répété quatre fois.

Le calcul montre que les effets lignes (variétés de porte-greffes) et colonnes (variétés de greffons) sont significatifs.

Le critère de TUKEY montre l'existence d'effets non-additifs significatifs.

Ainsi, chaque combinaison de porte-greffe et de greffon donne un résultat qui est la somme d'un effet propre au porte-greffe, d'un effet propre au greffon et d'un effet propre à la combinaison particulière porte-greffe-greffon.

Ce qui est intéressant dans ce cas précis, c'est que l'article de SNYDER et HARMON donne également le moyen d'estimer la variance de l'erreur. En effet, chaque donnée

TABLEAU I

Porte-greffes	Greffons 1	2	3	4	5	6	7	8	
1	37	87	81	68	92	110	65	107	647
2	46	97	73	73	91	121	85	116	702
3	42	81	58	77	68	121	69	101	617
4	38	55	49	60	56	85	53	82	478
2	48	84	63	68	78	100	79	113	633
5	31	92	80	44	87	113	84	118	649
6	43	73	56	68	66	74	51	85	516
2	46	83	72	67	83	94	78	122	645
7	52	77	69	60	76	72	65	98	569
8	47	83	66	80	79	60	83	91	589
2	48	96	79	77	80	116	78	119	693
9	56	103	80	71	96	99	96	88	689
	534	1 011	826	813	952	1 165	886	1 240	7 427

Analyse de la variance

Total .	4 346,4	95	
Greffons	2 846,7	7	406,7
Porte-greffes	671,4	11	61,0
Interaction	828,3	77	10,8
Non-additivité	101,7	1	101,7 F = 10,66^{++}
Reste	726,6	76	9,56
Erreur	5 813,2	864	6,73

est assortie de son erreur probable. Cette statistique est définie comme la fonction de l'écart-type telle que 50 p. 100 de la surface sous la courbe de Gauss est contenue entre les verticales d'abscisses égales à l'erreur probable, de part et d'autre de la moyenne. La formule de cette statistique (KENDALL et BUCKLAND, 1957 p. 229)

$$EP = 0{,}674\,5\ \sigma_{\bar{y}}$$

permet en effet de calculer, pour chaque moyenne, la somme des carrés des écarts des différentes souches d'une parcelle à cette moyenne, en effet :

$$\overline{EP}^2 = \overline{0{,}674\,5}^2 \frac{SCE_y}{n(n-1)}$$

$$SCE_y = \frac{n(n-1)\ \overline{EP}^2}{\overline{0{,}674\,5}^2}$$

La somme de ces valeurs fournit une estimation de la variance de l'erreur. Dans notre cas, on voit que cette estimation est significativement plus faible que le résidu après déduction de la somme de carrés due à la non-additivité. Cela s'explique probablement par le dispositif, qui comportait des parcelles de dix souches groupées sans répétitions : l'estimation de l'erreur par les écarts des souches aux moyennes de par-

celles est sous-estimée puisque les différences de parcelle à parcelle (dues en particulier au terrain), qui devraient normalement y contribuer, n'y sont pas incluses, alors qu'elles le sont dans le reste de l'analyse de variance des moyennes.

Notre deuxième exemple concerne aussi un essai de porte-greffes, mais le problème est différent : il s'agit de savoir si l'ordre de classement des différents niveaux d'un facteur (variétés de porte-greffes) est le même suivant les niveaux de l'autre (années de récolte successives), c'est-à-dire d'éprouver la stabilité de ce classement dans le temps.

TABLEAU 2

	66	67	68	69	
161,49	2,21	2,05	2,08	2,05	8,39
110 R	2,61	2,46	2,40	2,38	9,85
101,14	2,10	1,70	1,97	1,93	7,70
5 BB	2,42	2,38	2,27	2,05	9,12
	9,34	8,59	8,72	8,41	35,06

Source de variation	Somme de carrés	Degrés de liberté
Total	0,860 4	15
Porte-greffes	0,644 6	3
Années	0,122 4	3
Erreur	0,093 4	9
Non-additivité	0,000 017	1 N. S.
Reste	0,093 383	8

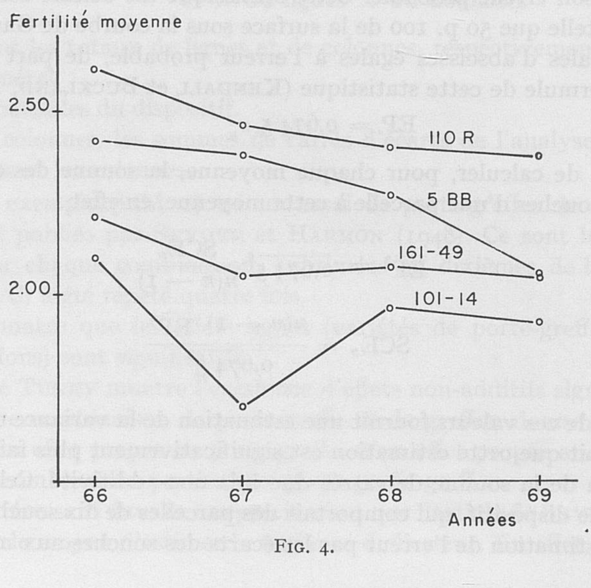


FIG. 4.

Le tableau 2 reproduit les données et l'analyse : il s'agit de la fertilité moyenne (nombre de grappes à la récolte par bourgeon laissé à la taille), observée sur la même variété de greffon greffée sur quatre variétés de porte-greffes, sur quatre années successives.

L'analyse montre que le terme « non-additivité » n'est pas significativement différent du résidu. Ainsi les divergences constatées, sur le graphique de la figure 4, entre les différents porte-greffes au cours des trois années ne dépassent pas ce qu'on a lieu d'attendre du fait du hasard.

Cela signifie que les moyennes sur plusieurs années des fertilités observées chaque année permettent d'établir un classement valide des variétés de porte-greffes sous ce rapport.

Ces quelques considérations montrent le parti que l'on peut tirer de cette technique annexe de l'analyse de variance. On peut l'étendre facilement à de nombreuses autres situations.

Reçu pour publication en juillet 1970.

SUMMARY

USE OF TUKEY'S ADDITIVITY TEST FOR THE DETECTION OF INTERACTIONS BETWEEN FACTORS IN TWO WAYS EXPERIMENTS

In two ways experiments where there are no replications available, TUKEY's test for non-additivity may be used. This is demonstrated on two examples : a rootstock trial with all combinations between several rootstock varieties and scion varieties in grapes, and a grape trial where the absence of interactions between rootstocks and years is suggested by the non-significance of TUKEY's test.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

HANSON W. D. *et al.*, 1961. Design and analysis of competition studies with an application to field plot competition in the soybean. *Crop Sci.*, **1**, 255-258.

KENDALL M. G., BUCKLAND W. R., 1957. *A dictionary of statistical terms.* Oliver and Boyd, London.

RIVES M., 1960. Sur l'analyse de la variance. I : Emploi des transformations. *Ann. Amélior. Plantes*, **10**, 309-331.

RIVES M., 1962. Sur l'analyse de la variance. II. L'additivité. *Ann. Amélior. Plantes*, **12**, 5-18.

SCHMALZ H., 1958. Die generative Entwicklung von Winterweizensorten mit unterschiedlicher Winterfestigkeit bei Frühjahrsaussaat nach Vernalisation mit Temperaturen unter-und oberhalb des Gefrierpunktes. *Züchter*. **28**, 193-203.

SNYDER E., HARMON F. N., 1948. Comparative value of nine rootstocks for ten *vinifera* grape varieties. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **51**, 287-294.

TUKEY J. W., 1949. One degree of freedom for non-additivity. *Biometrics*, **5**, 232-242.

TUKEY J. W., 1955. Answer to query 113. *Biometrics*, **11**, 111-113.

WEILING F., 1959. Die Bedeutung der Transformation für die Versuchsanalyse insbesondere bei Bonituren mit beliebiger Breite der Boniturskala. *Züchter*, **29**, 281-284.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (1), 23-27.

MODÈLES A EFFETS FIXÉS, MODÈLES A EFFETS ALÉATOIRES DANS L'ANALYSE DE VARIANCE

M. RIVES

Station de Recherches de Viticulture,
Centre de Recherches de Bordeaux, 33 - Pont-de-la-Maye
Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

Nous présentons les principes des modèles à effets fixés et à effets aléatoires de EISENHARDT pour l'analyse de la variance, en indiquant les objectifs qu'ils permettent de poursuivre. Le calcul des composantes de la variance est illustré sur un exemple.

Mots clés : *analyse de variance, modèle.*

L'analyse de variance la plus simple est celle des essais à une entrée : les données sont classées en fonction des différents niveaux d'un seul facteur. Il s'agira par exemple d'un essai de variétés où chaque variété est représentée par un certain nombre de parcelles élémentaires sans qu'un autre lien réunisse des parcelles de variétés différentes : c'est le cas du dispositif totalement au hasard.

On se restreindra au cas où chaque niveau du facteur est répété le même nombre de fois, ce qui simplifie les calculs.

Le modèle classique est le suivant :

$$y_{ij} = m + f_i + e_{ij}$$

y_{ij} représente le rendement de la j $^{\text{eme}}$ parcelle du niveau i du facteur, m la moyenne générale, f_i l'effet du niveau i du facteur, e_{ij} un effet aléatoire lié à la parcelle j du niveau i.

L'analyse de la variance est basée sur l'hypothèse que les e_{ij} sont distribués de manière normale autour de zéro avec une variance σ^2.

Plus précisément, l'hypothèse suppose que chaque e_{ij} est tiré d'une population P_{ij} propre à la parcelle ij, qui a pour moyenne zéro et pour variance σ^2, et ceci de manière indépendante (c'est-à-dire que la valeur tirée pour e_{ij} n'a aucune influence sur celle de e_{kl} par exemple). Ce *distinguo* qui paraît spécieux permet d'envisager

l'hypothèse où les variances des populations P_{ij} afférentes aux différentes parcelles ne sont pas égales, par exemple celui où un niveau d'un facteur a une variance différente de celle d'un autre.

La distinction que l'on fait entre modèle à effets fixés et modèles à effets aléatoires repose sur les hypothèses que l'on fait sur les f_i.

Dans le modèle à effets fixés, les f_i sont des constantes propres à chaque niveau du facteur. Leur somme est nulle par définition, car ce sont les écarts des moyennes de niveau par rapport à la moyenne théorique de l'*essai*, c'est-à-dire à leur propre somme divisée par leur nombre.

C'est le cas où l'on a choisi *délibérément* les niveaux du facteur en fonction de critères précis comme cela se passe quand on veut comparer des variétés nouvelles à un témoin connu, en fonction de données préalables sur leurs performances probables.

Dans le modèle à effets aléatoires, au contraire, on suppose que les niveaux du facteur constituent un échantillon tiré au hasard d'une population théoriquement infinie. Pour que les épreuves de signification par les critères habituels soient possibles, il faut supposer que cette population est normale (puisque ces critères sont basés sur cette hypothèse).

Les f_i sont alors les écarts des différents niveaux qui constituent l'échantillon par rapport à la moyenne *de la population*. Leur somme n'est donc pas forcément nulle.

On a deux modèles différents :

$$y_{ij} = m + f_i + e_{ij} \qquad \begin{cases} e_{ij} = N(0, \sigma^2) \\ f_i = \text{constantes } \Sigma(f_i) = 0; \end{cases}$$

$$y_{ij} = m + f_i + e_{ij} \qquad \begin{cases} f_i = N(0 , \sigma) \\ e_{ij} = N(0 , \sigma^2) \end{cases}$$

Avec le premier modèle, il s'agit de vérifier l'hypothèse dite nulle :

$$H_0 : f_i = f_2 = \cdots = f_i = \cdots f_n = 0$$

que tous les effets sont égaux, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de différences entre les effets des niveaux du facteur.

C'est ce qu'on fait par le critère F du rapport du carré moyen « facteur » au carré moyen « erreur ».

On a en effet :

$$\text{CMF} = \hat{\sigma}^2 + rk^2$$
$$\text{CME} = \hat{\sigma}^2$$
$$F = \frac{\hat{\sigma}^2 + rk^2}{\hat{\sigma}^2}$$

avec $\hat{\sigma}^2$ = estimation de σ^2

r = nombre de répétitions

$k^2 = \dfrac{\Sigma(f_i^2)}{n - 1}$, n étant le nombre de niveaux.

Un F « significatif » a une valeur telle qu'elle dépasse celle que la table donne pour la probabilité correspondante au seuil que l'on s'est fixé et dont on convient qu'elle diffère suffisamment de 1 pour que le hasard seul en soit une explication insuffisante.

On voit que si $k^2 = 0$, $F = 1$ et H_0 est vérifiée.

Avec le second modèle, au contraire, on ne peut faire aucune hypothèse sur la valeur des f_i puisqu'on les a tirés au hasard. Mais on a fait l'hypothèse que ce tirage est fait à partir d'une population de variance $\sigma^2{}_A$

Donc, on a :

$$\text{CMF} = \hat{\sigma}^2 + r\hat{\sigma}^2{}_A$$
$$\text{CME} = \hat{\sigma}^2$$

Il est peu probable que $\sigma^2{}_A$ soit nul et le critère F n'a plus ici qu'une valeur de vérification. Mais on imagine immédiatement que l'on va pouvoir obtenir une estimation de $\sigma^2{}_A$

$$\hat{s}^2{}_A = \frac{\text{CMF} - \text{CME}}{r}$$

C'est la technique dite des composantes de la variance (*variance components*). Elle permet d'estimer l'importance de la variation due à l'action d'un facteur variable, variation qui est envisagée de *manière globale*, et estimée dans l'essai par échantillonnage à partir de la population des niveaux de ce facteur.

On voit donc la différence fondamentale de deux manières d'envisager un modèle formellement unique.

Elle repose en fait sur la manière d'obtenir les niveaux du facteur que l'on inclut dans l'essai. C'est une différence dans les objectifs poursuivis.

Le modèle à effets fixés est utilisé pour tous les essais de variétés, traitements, etc., où l'on veut obtenir un classement des niveaux du facteur expérimenté les uns par rapport aux autres.

Un F significatif indique que le classement des niveaux établi d'après leurs moyennes est l'estimation la meilleure que l'on puisse faire à partir de l'information que fournit l'essai. Remarquons au passage que toute tentative pour rechercher des « différences significatives » entre moyennes au moyen du critère t ou de critères analogues (DUNCAN, TUKEY, etc.) est de justification douteuse. La seule possibilité valide est l'isolement de degrés de liberté par le calcul de *comparaisons*, c'est-à-dire de combinaisons linéaires indépendantes entre moyennes, et l'épreuve par le critère F de la signification des carrés moyens dus à ces comparaisons.

Le modèle à effets aléatoires est abondamment utilisé pour estimer les parts de variation dues aux effets génétiques, de dominance, d'épistasie, etc., dans une population de génotypes. C'est ainsi par exemple qu'on caractérise une population de maïs par l'aptitude à la combinaison générale et l'aptitude à la combinaison spécifique des lignées qui en sont issues, à partir d'un essai d'hybrides réalisés avec un échantillon de ces lignées que l'on peut raisonnablement considérer comme tiré au hasard de l'ensemble des lignées qu'il est possible d'obtenir à partir de la population.

Dans un cas plus simple, on se propose d'estimer le gain génétique moyen qu'on peut attendre de la sélection d'une fraction f d'une population de génotypes fixés, connaissant la variance phénotypique de la population, sa variance génétique, et la différentielle de sélection, c'est-à-dire la différence entre la moyenne de la population et la moyenne de la fraction f.

On réalisera un essai avec un échantillon tiré au hasard de la population de génotypes fixés, soit par exemple des clones de vigne, avec un dispositif permettant

d'apprécier la variance phénotypique, soit $\sigma^2{}_p$ qui sera la variance totale de l'essai et la part de variation due aux différences génétiques entre clones soit $\sigma^2{}_g$.

L'analyse de la variance sera la suivante :

Variation	D. L.	Carrés moyens	Formules théoriques
Totale	$n_c\, n_r - 1$		$2\,\sigma^2 + n_r\, \sigma_g^2$
Entre clones	$n_c - 1$	CME	$\sigma^2 + n_r\, \sigma_g^2$
Dans les clones	$n_c\,(n_r - 1)$	CMD	σ^2

Le critère $F = \dfrac{\sigma^2 + n_r\, \sigma^2{}_g}{\sigma^2}$ diffère de 1, si $\sigma^2{}_g$ diffère de zéro. Il permet d'éprouver l'hypothèse que la population de clones est homogène et que les différences qu'on y observe ne sont dues qu'au hasard.

S'il est significatif, ce qui indique des différences génétiques entre clones, on peut alors estimer :

$$\hat{\sigma}^2{}_g = \frac{\text{CME} - \text{CMD}}{n_r}$$

Le gain génétique probable dû à la sélection d'une fraction f de la population dont la moyenne est supérieure de d à celle de la population sera alors :

$$\Delta = d\,\frac{\hat{\sigma}^2{}_g}{\hat{\sigma}^2{}_p}$$

Le modèle à effets aléatoires permet donc, à partir de l'estimation de la part de variation due aux différences génétiques entre clones de la population, qu'il rend possible, de prédire le gain que l'on peut espérer de la sélection des meilleurs clones, compte tenu du fait que leur variation phénotypique par rapport à la moyenne de la population n'est due qu'en partie à leur valeur génotypique, donc que la différence d par rapport à la moyenne de la fraction F de la population qui sera retenue, n'est héritable qu'en partie puisqu'elle se compose, d'une part due au génotype et d'une part due aux effets non génétiques.

Le modèle peut bien entendu être étendu à l'analyse de plusieurs facteurs et de leurs interactions : on éprouvera alors la réalité des effets et des interactions, par le critère F, puis on pourra estimer les parts de variances qui leur sont dues et les utiliser de manière analogue à celle de l'exemple ci-dessus. C'est ce que l'on fait dans les essais destinés à estimer les parts de variance qui représentent les aptitudes à la combinaison générale et spécifique chez les plantes où l'hétérosis est utilisée.

Nous prendrons l'exemple de l'essai de porte-greffes et de variétés de vigne publié par SNYDER et HARMON (1948), et dont le tableau 1 de l'article précédent présente les données. Il comporte neuf variétés de porte-greffes et l'on peut utiliser les données de huit des dix variétés de greffons, les données sur les deux dernières n'étant pas complètes.

On pourrait discuter sur le caractère aléatoire des échantillons de variétés ainsi constitués. Nous l'admettrons.

L'analyse de variance est la suivante :

Variation	D. L.	Carrés moyens	Valeur attendue du CM
Porte-greffes	$n_L - 1$	CML	$\sigma^2 + n_R \sigma^2_{LC} + n_R n_C \sigma^2_L$
Greffons	n_C	CMC	$\sigma^2 + n_R \sigma^2_{LC} + n_R n_L \sigma^2_C$
Interaction	$(n_L - 1)(n_C - 1)$	CMLC	$\sigma^2 + n_R \sigma^2_{LC}$
Erreur	$n_R n_L n_C - n_L n_C + 1$	CME	σ^2

La dernière colonne permet d'estimer les parts de variance σ^2_L, σ^2_C, σ^2_{LC} dues aux porte-greffes, aux greffons et à leur interaction.

Pour notre essai, en résolvant le système

$$406{,}7 = \sigma^2 + n_R \sigma^2_{LC} + n_R n_C \sigma^2_L$$
$$61{,}0 = \sigma^2 + n_R \sigma^2_{LC} + n_R n_L \sigma^2_C$$
$$10{,}8 = \sigma^2 + n_R \sigma^2_{LC}$$
$$6{,}8 = \sigma^2$$

on obtient :

$$\sigma^2_{LC} = \frac{10{,}8 - 6{,}8}{10} = 0{,}400$$

$$\sigma^2_C = \frac{61{,}0 - 10{,}8}{10 \times 8} = 0{,}627$$

$$\sigma^2_L = \frac{406{,}7 - 10{,}8}{10 \times 12} = 3{,}300$$

Dans le cas précis, il s'agit des phénomènes de vigueur (part additive due aux effets des deux facteurs) et d'affinité (part non additive due aux effets des combinaisons particulières de greffons et de porte-greffes).

Nous ne parlerons des modèles mixtes, comportant des facteurs à effets fixés et des facteurs à effets aléatoires que pour les signaler.

Dans un article précédant celui-ci, nous étudions le problème de la mesure de la vigueur « conférée », propriété additive du porte-greffe.

Le modèle à effets aléatoires permet d'estimer l'ordre de grandeur de la variation due à cet effet à partir d'un échantillon de génotypes susceptibles d'être utilisés comme porte-greffes et de compléter cette estimation par la recherche de corrélations entre les effets observés pour chacun de ces génotypes et des caractères physiologiques et biochimiques mesurés sur eux.

Nous proposons d'organiser un réseau d'essais faits sur ce modèle pour contribuer à résoudre le problème de la création de variétés de porte-greffes à vigueur conférée faible.

*Reçu pour publication en juillet **1970**.*

SUMMARY

FIXED EFFECTS AND RANDOM EFFECTS MODELS OF VARIANCE ANALYSIS

This is an introduction to EISENHARDT's fixed effects and random effects models of variance analysis. The usefullness of the latter and the component of variance derivation is illustrated with the help of the example of a rootstock trial in grapes.

Références bibliographiques : voir article précédent page 21

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (1), 29-44.

CONSIDÉRATIONS MÉTHODOLOGIQUES SUR L'ISOLEMENT DE MUTANTS PROVOQUÉS CHEZ LE POMMIER ET LE POIRIER

L. DECOURTYE et B. LANTIN
avec la collaboration technique de Denise MARTIN et A. RENOUX

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière, 49 - Angers
Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

Des greffons de treize variétés de Pommier et quatre variétés de Poirier ont été soumis, à l'état de repos végétatif, à un rayonnement gamma sous un débit de dose de 1 krad/heure. Les doses utilisées ont été comprises entre 3 et 8 krads. Les observations ont porté sur la deuxième génération végétative (V_2) des bourgeons irradiés, constituée pour chacun d'entre eux d'une famille de cinq scions. La fréquence et la répartition des mutants qualitatifs observés en pépinière à 1 an figurent au tableau 1. Le tableau 2 indique la fréquence des mutants de hauteur dans les mêmes conditions. Le repérage des mutations quantitatives en secteur étroit sur le rameau V_1 demande une troisième multiplication végétative V_3 (tabl. 3). Dans la recherche d'une plus grande efficacité de la mutagenèse, il apparaît qu'une deuxième irradiation donnée un an après la première accroît la variabilité des descendants (tabl. 4). Le choix des bourgeons V_1 à multiplier est également discuté. L'intérêt des anomalies primaires, plus particulièrement les bifurcations, comme sites privilégiés d'apparition des mutants n'apparaît pas dans nos résultats (tabl. 5). Un petit nombre seulement (1 à 3) des bourgeons axillaires préexistants au moment du traitement mutagène sont capables de se développer. Leur multiplication explore de la façon la plus complète le spectre mutagénique induit, mais elle exige une pépinière supplémentaire V_3. La multiplication des bourgeons formés après le traitement fait perdre quelques mutants mais permet un jugement plus rapide. Dans ce cas, la répartition des mutants dans les familles (tabl. 6) conduit à préconiser comme solution la plus efficace la plantation en verger de trois scions seulement par famille et le plus grand nombre possible de familles.

Mots clés : *méthode de sélection, mutagénèse induite, pommier poirier.*

INTRODUCTION

Les espèces fruitières conviennent bien à une amélioration par mutagenèse. Il est facile, en effet, de maintenir et de propager toute nouveauté par multiplication végétative. De plus, les variations génétiques obtenues par mutation sont plus rapides à juger que les réarrangements géniques dus aux recombinaisons gamétiques. Enfin,

le degré d'hétérozygotie élevé généralement admis pour ces espèces est un facteur favorable à l'expression phénotypique de l'altération d'un allèle.

Depuis longtemps les arboriculteurs ont sélectionné et multiplié des mutants naturels. Beaucoup de cultivars de Pommier ont cette origine. En Poirier, par contre, seuls quelques mutants naturels à fruits rouges connaissent une diffusion limitée.

Il était tentant dans ces conditions de chercher à accroître cette apparition de mutants naturels à l'aide d'agents mutagènes, parmi lesquels les agents physiques sont apparus les plus efficaces, en particulier les rayons gamma. Depuis les premiers travaux de GRANHALL (1949) de nombreux auteurs ont décrit les anomalies morphologiques qui apparaissent sur les rameaux issus de bourgeons irradiés (DOMMERGUES, 1962 ; MISIC, 1963, VONDRACEK, 1963 ; ZWINTZCHER, 1955). Puis l'intérêt s'est porté sur l'action de réorganisation de l'apex que provoque le rayonnement et qui permet, avec une fréquence élevée, de séparer en rameaux homogènes les différents tissus constitutifs d'une chimère.

Ce type d'action, d'abord mis en évidence sur l'Œillet par SAGAWA et MELQUIST (1957) a déjà fait l'objet de rapports antérieurs (DECOURTYE, 1963, 1966, 1967).

Cet article expose les méthodes que nous avons utilisées depuis dix années pour l'isolement de mutants dans les espèces Pommier et Poirier et discute certaines modalités de la conduite du matériel irradié susceptibles d'accroître l'efficacité de la mutagenèse.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des rameaux greffons de 18 variétés de Pommier et 4 variétés de Poirier ont été soumis à l'état dormant, à un rayonnement gamma émis par du cobalt 60 sous un débit de dose voisin de 1 krad/heure. Les doses employées ont varié de 3 à 8 krads, en fonction des variétés et des années d'expérimentation. La date d'irradiation a été dictée chaque année par l'état d'avancement de la végétation des sujets porte-greffe destinés à recevoir les greffons irradiés. Nous avons cherché en effet à ce que les apex irradiés soient soumis à des conditions de croissance active aussitôt après le traitement. Le maintien au repos des rameaux greffons était prolongé par conservation en chambre froide à + 2°C. Il est possible qu'un début d'évolution des bourgeons ait pu se produire certaines années, entraînant une radiosensibilité accrue. Pour pallier pratiquement ce facteur, trois doses croissantes — 3, 5, 7 ou 4, 6, 8 krads — ont été appliquées systématiquement à trois lots de greffons de chaque variété. Dans la recherche ultérieure de mutants, seul le matériel existant sur les deux doses successives les plus élevées, a été utilisé. Pour chaque lot une cinquantaine de greffes à trois bourgeons ont été placées sur des arbres francs âgés de 6 à 10 ans. Ce type de porte-greffe assure une croissance maximum des greffons et ne modifie pas leur état sanitaire. Même aux doses élevées entraînant la destruction du bourgeon sans même sortie d'une feuille, nous avons toujours obtenu une soudure excellente du greffon et du porte-greffe, avec parfois survie du rameau-greffon dépourvu de feuilles pendant plusieurs années.

Nous pensons donc que les méristèmes secondaires sont beaucoup moins radiosensibles que les méristèmes primaires et que la protection de la base des rameaux greffons par des feuilles de plomb quelquefois conseillée pour favoriser la reprise du matériel (GRÖBER, 1959) est une complication inutile.

Dans l'année, certains bourgeons irradiés se développent en un rameau V_1 (1) présentant des anomalies morphologiques classiques (feuilles déformées, phyllotaxie modifiée, bifurcation des pousses) mais non reproductibles par greffage. L'origine ontogénique de ces rameaux est double : à la base, une zone qui était différenciée au moment du traitement, puis, au-delà, la partie produite par l'apex principal après le traitement. Différents auteurs (ZWINTSCHER, NYBOM et LAPINS) ont exploré les possibilités offertes par la zone basale. Nous avons choisi d'utiliser plutôt la zone formée après le traitement en prélevant les greffons sur le rameau V_1 à environ 15 cm de la base, ce qui correspond sensiblement aux bourgeons d'ordre 8 à 12. La phyllotaxie du Pommier nous a conduit à écussonner cinq yeux successifs de façon à conserver avec le maximum de chances tout secteur mutant en situation méricline. Le porte-greffe clonal utilisé a été le *Malling Merton 106*

(1) Terminologie généralement utilisée, en particulier par LAPINS *et al.*, 1969.

qui présente pour cette étude les avantages d'être de vigueur moyenne, de mise à fruit rapide et exempt de virus. Un bourgeon irradié se trouve ainsi représenté l'année suivante par une famille de 5 scions V_2. Selon l'importance de la zone mutée présente dans le rameau V_1, l'ensemble ou quelques-uns seulement des 5 scions V_2 reproduisent cette mutation.

L'observation directe de la génération V_1 permet de repérer des modifications très marquées telles que les mutations chlorophylliennes ou des entre-nœuds très courts. Mais c'est surtout dans la génération V_2 que des variations plus discrètes peuvent être observées : coloration ou forme des feuilles, intensité de la pilosité, entre-nœuds plus courts. En fin de saison, on a mesuré pour chaque scion la hauteur, le calibre et le nombre d'anticipés, caractéristiques en relation avec la vigueur et le caractère « *Spur* ».

Les observations quantitatives ont été soumises à une analyse de variance à un facteur contrôlé constitué par l'origine génétique commune aux cinq scions V_2 d'une famille. Ce calcul présente deux biais. Tout d'abord il peut arriver que tous les scions ne soient pas affectés par la mutation et que leur moyenne ne soit pas suffisamment modifiée pour que l'analyse statistique le mette en évidence. Nous discuterons dans le chapitre consacré aux résultats l'importance des mutants qui échappent ainsi. L'autre biais provient de ce que les cinq scions sont disposés à la suite sur le terrain et que l'effet « famille » fourni par le calcul inclut également l'effet de la fertilité du terrain. Cet effet pourrait être contrôlé en intercalant des rangs entiers d'un clone témoin non irradié, mais ce procédé alourdit considérablement les pépinières. Il est possible néanmoins d'en réduire l'incidence en comparant par le test *t* de STUDENT les moyennes de cinq scions de proche en proche, les deux moyennes encadrant la valeur à étudier servant de valeurs de référence.

Des régressions linéaires entre les différents caractères mesurés peuvent être établies. Les intervalles de confiance calculés selon les indications de SNEDECOR permettent d'isoler les familles qui s'écartent de la régression. Dans tous les cas douteux, une nouvelle multiplication végétative en pépinière V_3 permet de vérifier les résultats obtenus en pépinière V_2.

Les scions sont ensuite plantés en verger pour observation des fructifications. Les modifications les plus couramment observées à ce stade intéressent l'époque de floraison, l'épiderme des fruits — plus ou moins colorés ou liégeux —, leur grosseur, l'époque de maturité. Beaucoup de mutants apparaissent alors dépourvus d'intérêt agronomique : c'est le cas, assez fréquent, de fruits de *Golden Delicious* liégeux et profondément crevassés. D'autres présentent un caractère favorable allié à un vice redhibitoire : mutants à floraison tardive, caractéristique intéressante pour échapper aux gelées de printemps, mais à productivité simultanément réduite. Quelques mutants cependant semblent bien avoir un avenir agronomique. Parmi ceux-ci figurent un clone de *Golden Delicious* sans trace de russeting, un mutant de *Reine des Reinettes* à fruits plus gros et plus colorés, permettant une cueillette plus précoce et plus groupée, ainsi qu'un mutant de *Jonathan Blackjon* à fruits de coloration plus régulière.

Par ailleurs, nous avons fait quelques tentatives pour comparer l'intérêt respectif des yeux de la base du rameau V_1 et les yeux supérieurs.

RÉSULTATS

A. — *Observations qualitatives*

Elles ont porté sur des modifications décelables sans mensuration affectant la forme des feuilles (plus étroites ou plus rondes, denticulation plus grossière ou plus fine, aspect gaufré), l'intensité de la pilosité du jeune rameau (en général dans le sens d'une réduction), la coloration des feuilles (mutations chlorophylliennes), la longueur des entre-nœuds ou l'importance des ramifications. Les mutations chlorophylliennes ont été très rares dans ce matériel : un seul type *xantha* est apparu en chimère, les quelques autres mutants observés étant du type *viridis*. Il existe pourtant dans la nature des variétés panachées qui sont des chimères stables normal-*xantha* ou normal-*albina* (DECOURTYE 1963 et 1966).

Le tableau 1 indique les fréquences de ces mutants et leur répartition pour 11 variétés de Pommier et 4 variétés de Poirier. Il apparaît tout d'abord que dans son ensemble l'espèce Pommier présente trois fois plus de mutants que le Poirier.

Les différences variétales sont également importantes : *Melrose* et *Précoce de Trévoux* sont relativement réfractaires à la mutagenèse, tandis que *Stark Earliest*, *Tydeman Early Worcester* et *Beurré Précoce Morettini* sont plus sensibles. Pour les deux groupes variétaux *Golden* et *Starking Delicious* les mutants spur manifestent une plus grande stabilité que les variétés d'origine.

TABLEAU I

Fréquence et répartition des mutants qualitatifs sur scions d'un an

Variétés	Nombre de familles observées	Nombre de mutations affectant : les 5 scions	4 ou 3 scions	2 ou 1 scions	Total	% de familles mutées
I. — Pommier						
Melrose	223	6	6	7	19	8,5
Starking delicious:						
Type standard	38	8	0	1	9	23,7
Types spurs	196	1	2	4	7	3,6
Golden delicious:						
Type standard	72	9	3	7	19	26,4
Types spurs	144	7	3	9	19	13,2
Tydeman early Worcester	108	16	2	11	29	26,8
Stark earliest	93	16	6	10	32	34,4
Reinette blanche du Canada	78	2	1	4	7	9,0
Sélection *F2 A34*	77	2	1	1	4	5,2
Reine des reinettes	65	7	5	4	16	24,6
OR 38 T17	45	0	0	3	3	7,1
Henri Dumont	32	1	1	0	2	6,2
Raritan	30	3	3	4	10	33,3
Mollie's delicious	30	0	6	4	10	33,3
Total	1 231	78	39	69	186	15,15
II. — Poirier						
Passe crassane	174	1	2	2	5	2,9
Précoce de Trévoux	121	0	0	0	0	0,0
Beurré précoce Morettini	100	9	2	3	14	14,0
Doyenné du Comice	98	2	2	2	6	6,1
Total	493	12	6	7	25	5,07

La répartition des familles en fonction du nombre des scions affectés montre que la lignée cellulaire mutante occupe une position péricline (ou homogène) dans 40 p. 100 des cas et une position méricline (ou sectoriale) étroite dans une proportion sensiblement égale. Elle se trouve en chimère méricline (ou sectoriale) large dans les autres cas (20 p. 100).

B. — *Observations quantitatives*

Elles concernent les hauteurs et les calibres des scions ainsi que le nombre de ramifications développées dans l'année.

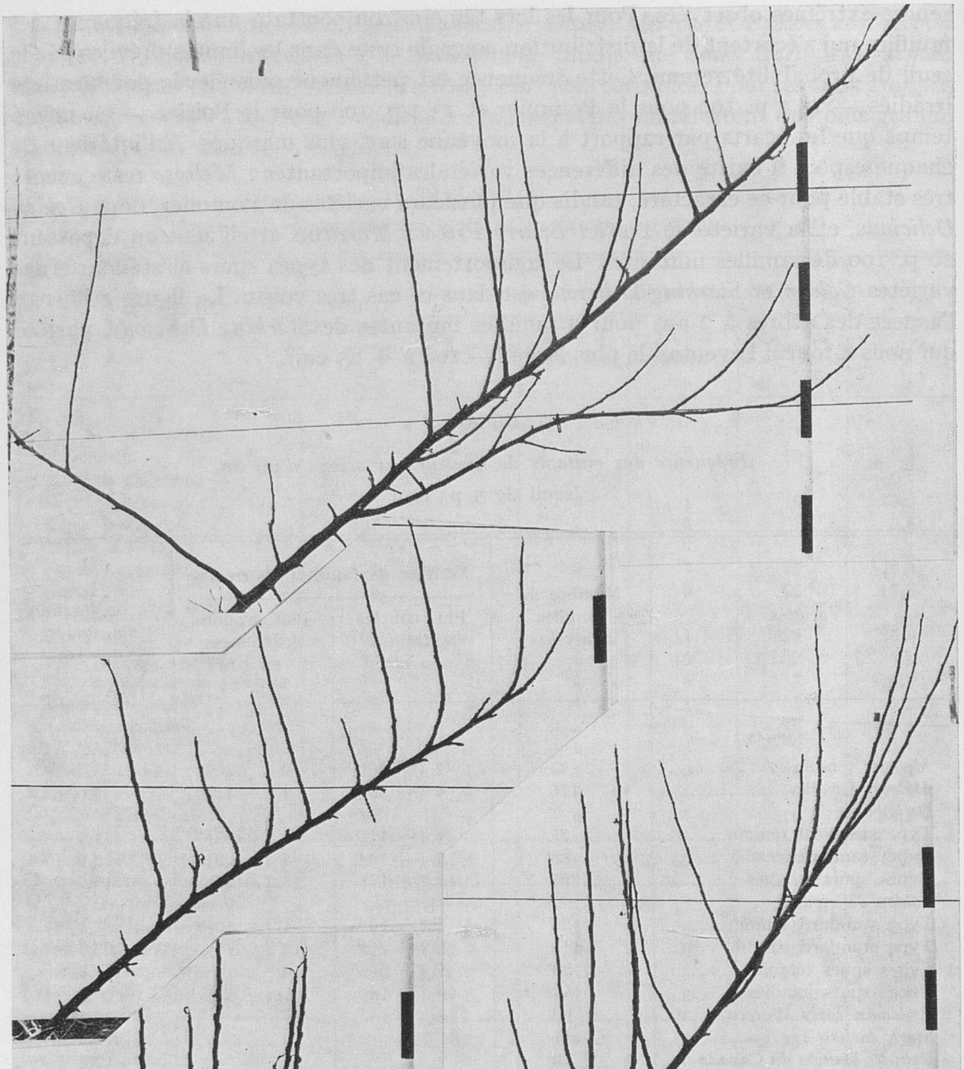
Le nombre de familles dont la hauteur moyenne s'écarte significativement au seuil de 5 p. 100 des valeurs moyennes adjacentes figure au tableau 2, avec les diffé-

rences extrêmes observées. Pour les lots témoins, on constate que la fréquence des familles qui s'écartent de la distribution normale reste dans les limites prévues par le seuil de probabilité retenu. Cette fréquence est nettement plus élevée pour les lots irradiés — 18,1 p. 100 pour le Pommier et 13,3 p. 100 pour le Poirier — en même temps que les écarts par rapport à la moyenne sont plus marqués. A l'intérieur de chaque espèce il existe des différences variétales importantes : *Melrose* reste encore très stable pour ce caractère, tandis que plusieurs variétés de Pommier, dont *Golden Delicious*, et la variété de Poirier *Beurré Précoce Morettini* atteignent ou dépassent 20 p. 100 de familles mutantes. Le comportement des types spurs et standards des variétés *Golden* et *Starking Delicious* est dans ce cas très voisin. La figure 1 illustre l'aspect des arbres à 2 ans pour 3 familles mutantes de *Starking Delicious*, variété qui nous a fourni l'éventail le plus large (— 108 à + 25 cm).

TABLEAU 2

Fréquence des mutants de hauteur sur scions d'un an
(seuil de 5 p. 100)

Variétés	Nombre de familles analysées	Nombre de familles anormales		% de familles anormales
		Plus courtes (extrêmes en cm)	Plus grandes (extrêmes en cm)	
I. — *Pommier :*				
Melrose témoin	35	2 (— 13)	0	5,7
Melrose irradié	116	6 (— 24)	1 (+ 16)	6,0
Delicious :				
Type standard témoin	35	1 (— 11)	3 (+ 14)	11,4
Type standard irradié	83	6 (— 108)	4 (+ 25)	12,0
Types spurs irradiés	204	17 (— 17)	15 (+ 15)	15,7
Golden delicious :				
Type standard témoin	139	1 (— 10)	1 (+ 10)	1,4
Type standard irradié	117	15 (— 24)	13 (+ 11)	23,9
Types spurs témoins	20	1 (— 9)	0	5,0
Types spurs irradiés	144	20 (— 18)	22 (+ 20)	29,2
Tydeman early Worcester	92	12	7	20,6
Stark earliest	111	11	10	18,9
Reinette blanche du Canada	78	9	1	12,8
Sélection *F 2 A 34*	77	11	8	24,7
OR 38 T 17	45	4	1	11,1
Henri Dumont	32	3	0	9,4
Raritan	30	5	1	20,0
Mollie's delicious	30	7	1	26,7
Total des irradiés	1 159	126	84	18,1
II. — *Poirier :*				
Passe crassane témoin	166	1 (— 15)	1 (+ 11)	1,2
Passe crassane irradié	212	19 (— 35)	9 (+ 17)	13,2
Précoce de Trévoux	121	7	6	10,7
Beurré précoce Morettini	51	9	5	27,4
Doyenné du Comice	98	8	1	9,2
Total des irradiés	482	43	21	13,3



B

C

D

A

FIG. 1. — *Aspect à 2 ans de trois mutants de* Starking Delicious

Les nombres indiquent les hauteurs des scions à 1 an par rapport au témoin.

A : Témoin h = 100
B : Mutant plus vigoureux h = 115
C : Mutant moins vigoureux h = 75. C'est sensiblement la vigueur des mutants spurs naturels.
D : Mutant moins vigoureux h = 40. Type à entre-nœuds très courts dont la mise à fruits est très rapide.

La confirmation du caractère mutant peut se vérifier après une nouvelle multiplication végétative V_3. En Pommier, pour 37 mutants de vigueur (25 plus faibles et 12 plus forts) repérés parmi 5 variétés, 30 d'entre eux se sont confirmés. En Poirier, (*Doyenné du Comice*) nous n'avons retrouvé que 6 familles mutantes sur 17. Le nombre de familles normales parmi les familles présumées mutantes est donc assez nettement supérieur, surtout pour le Poirier, aux prévisions statistiques, mais l'analyse de la pépinière V_3 confirme néanmoins 80 p. 100 des mutants de Pommier et 35 p. 100 des mutants de Poirier. Pour les variétés faiblement mutantes telle que *Melrose*, nous avons relevé de 5 à 20 p. 100 le seuil de probabilité et retenu ainsi en V_2 23 familles mutantes supplémentaires dont 7 se sont confirmées en pépinière V_3.

Les autres mesures effectuées en pépinière peuvent s'analyser isolément de la même façon et conduisent à confirmer ou à révéler d'autres familles mutantes.

Ces différentes variables — hauteur, calibre, nombre d'anticipés — reflètent la vigueur du scion et sont liées entre elles. En ce qui concerne le calibre et la hauteur, cette liaison se traduit par une régression linéaire fortement significative pour un même clone. Bien entendu, chaque variété admet ses paramètres de régression propres et les calculs appliqués à des valeurs relevées sur des scions irradiés, c'est-à-dire un mélange de clones, montre une réduction notable de la valeur du test F d'ajustement à la régression, en même temps qu'une augmentation de la variance de l'erreur (tabl. 3). Le calcul des limites de signification selon SNEDECOR permet de mettre en évidence de nouvelles familles mutantes (fig. 2).

TABLEAU 3

Influence de différents traitements sur l'ajustement à la régression linéaire entre la hauteur et le calibre de familles de 5 scions

	Nombre de familles n	Carré moyen dû à la régression	Carré moyen dû à l'erreur	Valeurs de F	
				Calculée	Limite 5 % à $1/(n-2)$ degrés de liberté
Melrose					
Témoin	68	415,00	4,77	87,0	3,98
V_2	91	676,49	8,18	82,7	3,95
V_3 (à partir de scions V_2 isolés)	21	45,29	12,76	3,5	4,32
Comice					
Témoin	40	265,44	2,06	129,0	4,10
V_2	85	99,62	8,17	12,0	3,96
V_3 (à partir de scions V_2 isolés)	40	199,28	8,73	22,8	4,10

Si l'on suppose une répartition des lignées cellulaires porteuses d'une mutation de vigueur selon le même modèle que pour les mutations qualitatives, il est clair que l'analyse des moyennes ne met en évidence que la moitié environ des mutations présentes dans la pépinière de scions. Ce sont celles qui affectent les 5 scions, et une partie

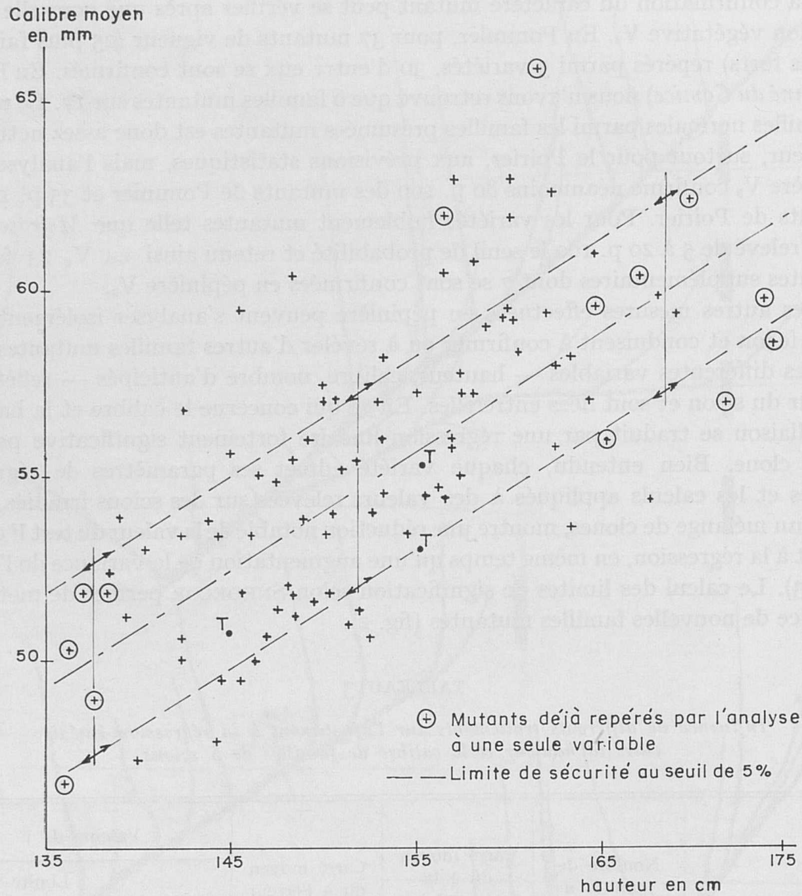


FIG. 2. — *Régression linéaire entre la hauteur et le calibre moyens de familles de 5 scions pour la variété de Pommier* Melrose

T Témoin

de celles qui affectent 3 ou 4 scions. Ce sont les mutations les plus économiques à repérer et celles dont la multiplication est la plus simple. Néanmoins, il peut être intéressant dans certains cas de rechercher les mutations présentes seulement dans des scions isolés. Pour ce faire nous avons multiplié par 5 en pépinière V_3 les scions V_2 dont la hauteur ou le calibre s'écartait de la distribution normale de la population à un seuil statistique choisi à 5 p. 100. Pour *Melrose,* parmi 94 familles V_2 ayant montré 7 familles mutantes, 21 scions isolés ont été repérés et ont révélé en pépinière V_3, 5 mutations nouvelles. Pour *Doyenné du Comice,* parmi 87 familles V_2 ayant fourni 5 familles mutantes, 51 scions isolés ont été repérés et ont révélé 16 nouvelles familles mutantes en pépinière V_3. Ainsi, pour *Melrose* la répartition dans les rameaux V_1 des lignées cellulaires mutantes en situation méricline fine ou péricline est donc sensiblement égale, comme pour les mutations morphologiques, tandis que pour *Doyenné du Comice* la répartition méricline fine des lignées cellulaires mutantes paraît

l'emporter sur la répartition péricline. Il est intéressant de constater que la sélection des greffons en V_2 introduit en V_3 une variabilité accrue, qui se traduit notamment par une corrélation moins étroite entre deux caractères de vigueur (tabl. 3).

Nous avons également cherché à savoir dans quelle mesure une seconde irradiation pouvait accroître la variabilité induite. Dans ce but, des rameaux V_1 ont été réirradiés à l'état dormant et greffés comme précédemment sur porte-greffe franc. La croissance de ces bourgeons a donné naissance à des rameaux V_1^2 dont la multiplication a permis de constituer et d'observer des scions V_2^2. Le tableau 4 compare pour la variété *Tydeman Early Worcester* les résultats obtenus en pépinière V_2^2 par rapport à une pépinière V_2. La fréquence des mutations qualitatives et quantitatives se trouve augmentée par la seconde irradiation, en même temps que les paramètres de la régression indiquent une variabilité accrue de la pépinière V_2^2.

TABLEAU 4

Accroissement de la variabilité obtenue par une seconde irradiation sur la variété de Pommier Tydeman Early Worcester

Pépinière	Nombre de familles n	% de mutations		Régression hauteur/calibre			
		Morphologiques	Quantitatives	Carré moyen dû à la régression	Carré moyen dû à l'erreur	Valeurs de F: Calculée	Valeurs de F: Limite 5 % pour $1/(n-2)$ d° de liberté
V_2	79	25,3	16,4	162,19	6,44	25,2	3,96
V_2^2	31	35,5	32,2	214,80	16,03	13,4	4,16

DISCUSSION

L'efficacité d'un traitement aux rayons gamma peut donc s'apprécier dès l'année de pépinière. La fréquence des mutants est suffisamment élevée pour permettre la comparaison de méthodes sur un effectif raisonnable.

Deux niveaux successifs limitent les possibilités d'un programme d'amélioration par mutagenèse : le stade de la pépinière, où l'on peut observer 30 000 scions par hectare, et la plantation en verger où il n'est pas raisonnable de dépasser 1 500 arbres/ha. Pour chacun de ces stades nous avons cherché à définir les meilleures options.

A. — *Choix des yeux à prélever sur le rameau V_1*

Ce choix est envisagé successivement en fonction de la présence d'accidents primaires, puis en fonction du niveau ontogénique des bourgeons écussonnés.

L'irradiation provoque sur le rameau V_1 la formation d'anomalies morphogénétiques dont la plus spectaculaire est la bifurcation. Différents auteurs (notamment

ZWINTSZCHER, 1962) ont pensé que ces accidents morphologiques révélaient l'action du rayonnement et que leurs positions marquaient le niveau optimum pour l'isolement des lignées cellulaires mutées. Le tableau 5 compare la fréquence par œil irradié des mutants obtenus lorsque les greffons sont prélevés sur des bifurcations ou sur des rameaux morphologiquement normaux. Il apparaît que la proportion de mutants isolés dans les deux cas est extrêmement voisine. L'action primaire du rayonnement, que traduit la présence d'une bifurcation, apparaît donc indépendante de l'action mutagène. De plus, il faut souligner que dans ce cas nous avons pris cinq yeux sur chacun des deux bras. Si donc au niveau de l'œil irradié la fréquence de mutation est la même, l'isolement des mutants à partir des bifurcations exige deux fois plus de porte-greffe en pépinière. Cependant le clivage spontané du rameau conserve l'avantage de réaliser souvent la séparation naturelle des tissus constitutifs d'une chimère. C'est un phénomène que DOMMERGUES (1962) a pu suivre de *visu* sur la chimère anthocyanée de *Williams, Max Red Bartlett*. Cela facilite du même coup l'isolement des lignées cellulaires mutées.

TABLEAU 5

Relation entre la présence d'accidents morphologiques et l'existence de mutations

Variétés	Greffons prélevés sur des bras de bifurcation		Greffons prélevés sur des rameaux morphologiquement normaux	
	Mutant	Normal	Mutant	Normal
Starking delicious	6	28	15	36
Golden delicious	4	12	9	61
Tydeman early Worcester	3	6	2	6
Stark earliest	7	16	9	25
Selection *F 2A 34*	2	5	2	13
Raritan	2	5	5	13
Mollie's delicious	4	6	3	4
Reine des reinettes	1	18	5	25
Total	29	96	50	183
Rapport	23,2	76,8	21,5	78,5

Nous avons également cherché à préciser, sur le plan fondamental et sur le plan pratique, le niveau auquel il est préférable de prélever les yeux sur le rameau V_1. Pour cela nous avons systématiquement multiplié les 12 premiers bourgeons de ces rameaux et recherché les éventuels mutants pour les caractéristiques habituelles en pépinière V_2 et V_3. Les bourgeons d'ordre 8 à 12 correspondent à la zone distale que nous avons généralement utilisée. Quarante-quatre rameaux V_1 des variétés *Tydeman Early Worcester* ou *Melrose* ont été ainsi analysés. Sur les 9 mutants révélés dans la zone distale, 8 d'entre eux se sont retrouvés jusque dans les bourgeons d'ordre 3 (2 fois), d'ordre 2 (2 fois) et même d'ordre 1 (4 fois), ce qui traduit une filiation commune de ces bourgeons avec ceux de la partie distale. Pour deux de ces 9 rameaux, un mutant différent a été extrait des bourgeons d'ordre 1. Ce sont les deux seuls cas

où nous ayons la preuve du développement de bourgeons différenciés avant le traitement mutagène. Parmi les 35 rameaux qui se sont révélés normaux dans la zone 8-12, deux types de mutants ont été isolés de la zone 1-3 : l'un d'eux intéressait deux yeux successifs et avait donc pour origine un secteur étroit constitué après le traitement, l'autre n'affectait qu'un seul bourgeon, ce qui ne permet pas de situer son origine pré ou post-traitement.

Ces résultats sont en accord avec les observations cytologiques et ontogéniques de Charlotte PRATT (1967). Cet auteur a montré en effet sur deux variétés de Pommier (*McIntosh* et *Northern Spy*) qu'il existe dans un bourgeon au repos 8 à 10 primordia secondaires (fig. 3). Lorsqu'un tel bourgeon non irradié entre en végétation, seuls les trois primordia les plus proches de l'apex (I à III) poursuivent leur évolution pour donner des bourgeons fonctionnels, tandis que les 7 premières feuilles à la base du rameau sont dépourvues de bourgeons axillaires, par avortement des primordia IV à X. Dans un bourgeon irradié, la reconstitution de l'apex principal se fait selon deux modalités : ou bien à partir d'un mélange méristématique de cellules des primordia I à V, ou bien à partir d'un axillaire nettement séparé du méristème apical (PRATT, 1967). Dans les deux cas, l'irradiation a pour conséquence une réduction du nombre des 3 primordia (I à III) normalement capables d'évoluer en bourgeons axillaires. Il n'est donc pas surprenant que les seules preuves que nous ayons pu avoir

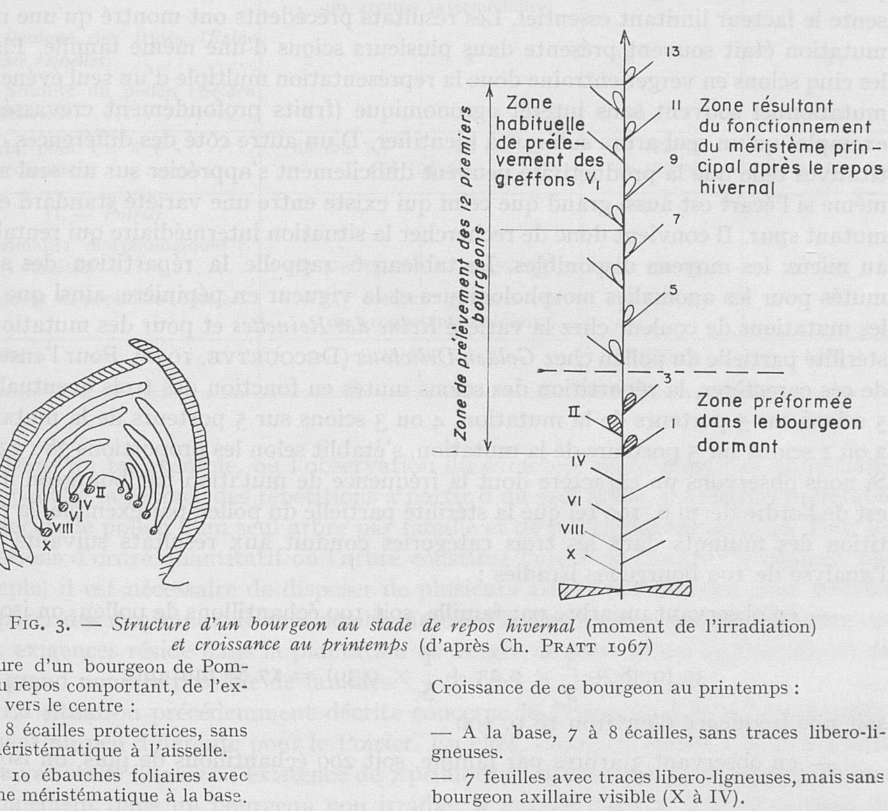


FIG. 3. — *Structure d'un bourgeon au stade de repos hivernal* (moment de l'irradiation) *et croissance au printemps* (d'après Ch. PRATT 1967)

Structure d'un bourgeon de Pommier au repos comportant, de l'extérieur vers le centre :

— 7 à 8 écailles protectrices, sans zone méristématique à l'aisselle.

— 9 à 10 ébauches foliaires avec une zone méristématique à la base.

— 1 méristème principal

Croissance de ce bourgeon au printemps :

— A la base, 7 à 8 écailles, sans traces libero-ligneuses.

— 7 feuilles avec traces libero-ligneuses, mais sans bourgeon axillaire visible (X à IV).

— Au-delà, feuilles avec bourgeons axillaires bien développés (1 à 13).

du développement d'un primordium existant avant le traitement n'intéresse qu'un seul bourgeon à la base du rameau.

Sur le plan pratique, la multiplication des yeux 1 à 5 préconisée par la plupart des auteurs aurait effectivement permis de tirer le meilleur parti des 44 bourgeons irradiés. Elle fournit en effet 13 mutants, tandis que la multiplication de la zone 8-12 n'en révèle que 9. Dans ce dernier cas cependant, la présence de plusieurs scions mutés dans une même famille permet de les mettre en évidence dans une pépinière V_2 de 220 porte-greffe, tandis que dans le premier cas l'existence de mutants à l'état de scions isolés exige pour les détecter une multiplication supplémentaire dans une pépinière V_3 de 1 100 porte-greffe ($44 \times 5 \times 5$). Il nous paraît donc que l'accroissement du nombre des mutants obtenus lorsqu'on multiplie tous les bourgeons n'est pas suffisant pour justifier les moyens supplémentaires que l'on doit mettre en œuvre. Il nous semble préférable d'irradier davantage de greffons et de ne rechercher les mutants que dans la zone ontogénique formée après le traitement.

B. — *Choix des scions à observer en verger*

Si le volume de la pépinière constitue le premier goulot d'étranglement d'un programme de mutagenèse, le nombre d'arbres que l'on peut planter en verger représente le facteur limitant essentiel. Les résultats précédents ont montré qu'une même mutation était souvent présente dans plusieurs scions d'une même famille. Planter les cinq scions en verger entraîne donc la représentation multiple d'un seul événement mutationnel souvent sans intérêt agronomique (fruits profondément crevassés par exemple) qu'un seul arbre suffirait à identifier. D'un autre côté des différences quantitatives telle que la productivité peuvent difficilement s'apprécier sur un seul arbre, même si l'écart est aussi grand que celui qui existe entre une variété standard et son mutant spur. Il convient donc de rechercher la situation intermédiaire qui rentabilise au mieux les moyens disponibles. Le tableau 6 rappelle la répartition des scions mutés pour les anomalies morphologiques et la vigueur en pépinière, ainsi que pour les mutations de couleur chez la variété *Reine des Reinettes* et pour des mutations de stérilité partielle du pollen chez *Golden Delicious* (DECOURTYE, 1970). Pour l'ensemble de ces caractères, la répartition des scions mutés en fonction des trois éventualités : 5 scions sur 5 porteurs de la mutation, 4 ou 3 scions sur 5 porteurs de la mutation ; 2 ou 1 scions sur 5 porteurs de la mutation, s'établit selon les proportions 38 : 23 : 39. Si nous observons un caractère dont la fréquence de mutation par bourgeon irradié est de l'ordre de 30 p. 100 tel que la stérilité partielle du pollen par exemple, la répartition des mutants dans les trois catégories conduit aux résultats suivants, pour l'analyse de 100 bourgeons irradiés :

— en observant un arbre par famille, soit 100 échantillons de pollen, on isolera :

$$30\,(0{,}38 + \frac{3}{5} \times 0{,}23 + \frac{1}{5} \times 0{,}39) = 17{,}88 \text{ mutants}$$

soit une fréquence d'environ 18 p. 100

— en observant 3 arbres par famille, soit 200 échantillons de plus, on isolera :

$$30\,(0{,}38 + 0{,}23 + \frac{3}{5} \times 0{,}39) \qquad = 25{,}32 \text{ mutants}$$

soit seulement 7 mutants de plus, soit une fréquence de 3,5 pour 100 échantillons polliniques supplémentaires.

— En observant les 5 arbres, soit 200 échantillons de plus que précédemment on isole seulement 5 mutants de plus, soit une fréquence de 2,5 pour 100 échantillons polliniques supplémentaires.

TABLEAU 6

Répartition des scions mutants dans les familles de cinq scions

	Degré d'homogénéité de la pousse V_1 pour les tissus mutés			Nombre de familles observées
	5 scions/5	4 ou 3/5	2 ou 1/5	
I. — *Pommier*				
1. Anomalies morphologiques : (13 variétés)	78	39	69	1 231
2. Vigueur en pépinière (*Melrose*)	7 (y compris quelques cas du groupe intermédiaire)		5	94
3. Couleur des fruits (*Reine des reinettes*)	2	8	10	84
4. Stérilité du pollen (*Golden delicious*)	3	3	5	33
Total pour 1 + 3 + 4	83 (38 %)	50 (23 %)	84 (39 %)	1 348
Y compris 2	140 (61 %)		89 (39 %)	1 442
II. — *Poirier*				
Anomalies morphologiques (4 variétés)	12 (48 %)	6 (24 %)	7 (28 %)	493
Vigueur en pépinière (*Comice*).	5 (y compris quelques cas du groupe intermédiaire)		16 (76 %)	87
Total	23 (50 %)		23 (50 %)	580

Dans un tel exemple, où l'observation du caractère muté n'est pas immédiate, mais peut se faire avec des répétitions à partir d'un seul arbre, il apparaît préférable d'observer le pollen d'un seul arbre par famille et de multiplier les familles. Pour les mutations d'ordre quantitatif où l'arbre constitue l'unité de mesure (la vigueur, par exemple) il est nécessaire de disposer de plusieurs arbres par familles pour pouvoir comparer des moyennes. Il nous semble aujourd'hui qu'un bon compromis entre ces deux exigences réside dans la plantation en verger de trois arbres par famille et du plus grand nombre possible de familles.

La situation précédemment décrite concerne le Pommier. Elle est vraisemblablement un peu différente pour le Poirier. En effet, Charlotte PRATT (1967) a conclu sur la variété *Williams* à l'existence de 7 primordia, et non plus 3, capables d'évoluer normalement dans un bourgeon non irradié. Il devrait donc y avoir à la base du rameau V_1 davantage de bourgeons susceptibles de porter des mutations indépen-

dantes. Dans la zone des bourgeons 8-12, il semble en plus que l'existence de mutations en chimère péricline étroite soit plus fréquente que sur le Pommier : l'analyse d'une pépinière V_3 de *Doyenné du Comice* constituée à partir de scions isolés V_2, a révélé 21 mutants de vigueur alors que la pépinière V_2 n'avait permis d'en isoler que 5.

CONCLUSION

L'irradiation aux rayons gamma confirme son efficacité mutagène sur le matériel fruitier. En observant la deuxième multiplication végétative (V_2) des bourgeons irradiés il est possible de mettre en évidence 25 p. 100 environ de familles mutantes dès l'année de pépinière dans la plupart des variétés de Pommier, un peu moins pour le Poirier. Après quelques années de fructification qui permettent l'observation sur un plus grand nombre de caractères, on constate que la quasi-totalité des descendants d'un bourgeon irradié diffèrent du témoin. Quelques variétés cependant apparaissent génétiquement très stables. Des irradiations successives, appliquées à un an d'intervalle avant le criblage des mutants devraient accroître les possibilités de succès. L'expérimentation de cette méthode jusqu'à deux traitements consécutifs montre bien une augmentation de la variabilité en pépinière. Dans nos essais, les accidents primaires qui se manifestent lors de la croissance des bourgeons irradiés ne sont pas apparus comme des zones privilégiées pour l'isolement de mutants. Limités à l'espèce Pommier, nos résultats montrent que les mutants isolés dans la zone médiane du rameau V_1 existent déjà à la base du rameau, et que dans la plupart des cas moins de trois bourgeons ont une origine ontogénique antérieure au traitement mutagène. L'isolement des mutants qu'ils peuvent contenir est plus long et plus coûteux que celui des mutants issus du fonctionnement de l'apex principal après le traitement. Il nous paraît donc préférable d'irradier davantage de bourgeons et de se limiter à la multiplication de cinq bourgeons successifs qui peuvent être prélevés dès le niveau 4. Le Poirier pourrait avoir à cet égard un comportement différent. D'une part Charlotte PRATT a trouvé dans cette espèce davantage de primordia susceptibles d'évoluer après le traitement, d'autre part il est possible aussi que la fréquence des mutants répartis en secteur fin sur le rameau V_1 soit plus élevée que dans le cas du Pommier. Les deux observations concourent à justifier le criblage des mutants dans une pépinière V_3. La plantation en verger d'un seul arbre par famille permet d'isoler 60 p. 100 des mutants présents en pépinière dans les familles de cinq scions. Dans le cas d'un objectif précis pouvant se détecter sur un seul arbre (stérilité pollinique, résistance à un parasite) il y a intérêt à planter un seul arbre par famille et à multiplier les familles. Dans le cas d'objectifs impliquant des observations quantitatives (vigueur) où plusieurs mesures par familles sont nécessaires pour comparer des moyennes, la plantation de trois arbres et du plus grand nombre possible de familles nous paraît la meilleure solution.

Après un temps d'expérimentation relativement court qui a permis de se faire une idée du spectre de mutants que l'on pouvait espérer et de mettre au point une méthode pour les isoler, l'efficacité de la mutagenèse chez les arbres fruitiers apparaît indéniable ; elle doit permettre de corriger certains défauts ou d'accentuer un caractère favorable chez des variétés rassemblant déjà un grand nombre de qualités. En

se basant sur les caractères qui distinguent très tôt une variété de son mutant spur d'origine spontanée, il est vraisemblable que les mesures de vigueur effectuées en pépinière peuvent permettre une sélection efficace dans ce sens. Ce programme est en cours à la Station d'Angers pour les variétés de Pommier *Melrose* et *Tydeman Early Worcester*, ainsi que pour *Doyenné du Comice* en Poirier. La possibilité de modifier la précocité ou le calibre des fruits (ZWINTZCHER, 1966) nous a conduits à rechercher de telles caractéristiques dans deux variétés de Poirier, *Précoce de Trévoux* et *Beurré Précoce Morettini*. La mise en évidence de mutants de *Mc Intosh* moins sensibles à l'oïdium (MCINTOSH, 1966) nous a incités à rechercher dans *Golden Delicious* des mutants résistants à la tavelure (*Venturia inaequalis*). Ce programme est traité en même temps que la recherche d'une *Golden Delicious* autocompatible, type de mutation qui a déjà pu être obtenu sur le Cerisier par LEWIS (1954).

Reçu pour publication en septembre 1970.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements aux membres du Service de Physico-Chimie appliquée du Centre d'Études nucléaires de Saclay qui ont bien voulu assurer chaque année les irradiations nécessaires.

SUMMARY

METHODOLOGY IN INDUCED MUTAGENESIS FOR APPLE AND PEAR TREES

Bud sticks of thirteen apple and four pear varieties have been irradiated in dormant stage with gamma rays at a dose rate of 1 krad per hour. Total doses range from 3 to 8 krads. Observations have been made on the second vegetative generation (V_2) of irradiated bud, represented in nursery by a family of five trees. Frequency and repartition of mutant trees for qualitative characters are shown in table 1 and frequency of mutant trees for vigour, measured by length of one-year-old tree in nursery, in table 2. In this case, observation and isolation of mutated tissus present in the V_1 shoot as a thin sectorial condition require a third vegetative propagation V_3 (table 3). In order to improve efficiency of mutagenesis, a second irradiation applied the next year in the dormant stage on V_1 shoots provides an increase of variability in the V_2^2 nursery compared with the V_2 one's (table 4). Selection of the most suitable buds to propagate from the V_1 shoot is discussed. Connection of mutants with primary accidents, specially shoot's bifurcations, is not confirmed by our results (table 5). Few axillary buds (1 to 3) differenciated before the mutagenic treatment can develop latter on at the base of V_1 shoot. Propagation of these buds assumes the largest recovery of mutants induced by the treatment, but an other propagation V_3 is needed. On the other hand, propagation of buds differenciated after treatment give less mutants, but one year earlier, in V_2 generation. In this case, repartition of mutant trees inside families (table 6) shows that the best efficiency is obtained by planting in orchard only 3 trees of each family and as many families as possible.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DECOURTYE L., 1963. Action des radiations ionisantes sur une chimère de Pommier. *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, nº 2, pp. 133-100.

DECOURTYE L., 1966. The use of radiations in apple and pear breeding. *Proc. Balsgard Fruit Breeding Symp.*, 1964, pp. 40-43.

DECOURTYE L., 1967. Action des rayons gamma sur des variétés de Poirier et de Pommier en chimère. *Bull. Soc. Bot. France, Colloque de Morphologie expérimentale*, 1966, pp. 50-54.

DECOURTYE L., 1967. Russet-free sectors on Fruits of *Golden Delicious* Apple Trees after Gamma irradiation. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **91**, pp. 73-77.

DECOURTYE L., 1969. L'utilisation des rayonnements ionisants pour l'amélioration des arbres fruitiers. *C. R. Ve Congr. Eucarpia*, Milan, 30 sept. 20 oct. 1968. *Genetica agraria*, **33**, p. 166 à 175.

DECOURTYE L., 1970. Stérilité gamétique partielle provoquée par une irradiation gamma sur la variété de Pommier *Golden Delicious*. *Radiat. Bot.*, **10**, nº 1, pp. 1-6.

DOMMERGUES P., 1962. Mutagenès expérimentale. *Ann. Amélior. Plantes*, **12**, nº 1, pp. 67-78.

GRANHALL I. GUSTAFSSON A., NILSSON Fr., OLDEN E. J., 1949. X — ray effects in fruit-trees. *Hereditas*, **35**, nº 19, pp. 269-280.

GRANHALL I., 1953. X-ray mutations in apples and pears. *Hereditas*, **39**, pp. 149-155.

GRÖBER K., 1959. Mutationsversuche an Kulturpflanzen. XI Die Erzeugung von somatischen Mutationen mittels Röntgenstrahlen beim Obst. *Kulturpflanze* **7**, 37-54.

GRÖBER K., 1967. Some results of mutation experiments in apples and black currants. Induzierte *Mutationen und ihre Nutzung*. Erwin Baur Gedächtnisvorlesugen Akad. Verlag., 1967. Berlin, 377-38.

LAPINS K. O., 1963. Spur types of apples and cherry produced by ionizing radiation. *Proc. 59th Annu. Meeting Wash. State hort. Assoc.*, 93-95.

LAPINS K. O., 1963. Note on compact mutants of *Lambert Cherry* produced by ionizing radiations. *Canad. J. Plant Sci.*, **43**, 3, 424-425.

LAPINS K. O., 1964. Compact Mutants in *McIntosh, Spartan, Golden Delicious* and *Yellow transparent* apple, and on *Lambert Cherry* by ionizing radiations. *Rep. Summerland Res. Stat. for* 1962, 38-39.

LAPINS K. O., 1965. Compact mutants of apple induced by ionizing radiations. *Canad. J. Plant Sci.*, **45**, 2, 117-124.

LAPINS K. O., 1969. Tree growth habits in radiation-induced mutants of *McIntosh* apple. *Canad. J. Plant Sci.*, **59**, 483-487.

LAPINS K. O., BAILEY C. H., HOUGH L. F., 1969. The effects of gamma rays on apple and peach buds at different stages of development. I. Survival, growth and mutation frequencies. *Radiat. Bot.*, **9**, 379-389.

LEWIS D., CROVE L. K., 1954. The induction of self fertility in tree fruits. *J. hort. Sci.*, **29**, 220-225.

MC INTOSH D. L., LAPINS K., 1966. Differences in susceptibility to apple powdery mildew observed in *McIntosh* clones after exposure to ionizing radiations. *Canad. J. Plant Sci.*, **46**, 6, 619-623.

MISIC P. D., 1963. A contribution to the effect of acute gamma radiation of *Jonathan* Apple scions. *Proc. XI Intern. Cong. Genet.*, **9**, section 13.

NYBOM N., KOCH A., 1965. Induced mutation and breeding methods in vegetatively propagated plants. *Radiat. Bot.* suppl. 5, 661-678.

PRATT Charlotte, 1967. Axillary buds in normal and irradiated apple and pear. *Radiat. Bot.*, **7**, 113-122.

SAGAWA Y., MEHLQUIST G. A., 1957. The mechanism responsible for some X-ray induced changes in flower color of the carnation, *Dianthus caryophyllus*. *Amer. J. Bot.*, **44**, 397-403.

SNEDECOR G. W., 1956. *Statistical Methods applied to experiment in agriculture and biology*. The Iowa State University Press., 5th Edition, 535.

VONDRACEK J., ULLMANN J., 1963. Primary effects of gamma rays on apples (en russe). *Ved. Pr. ovocn. Holovousich.*, **2**, 195-211.

ZWINTZSCHER M., 1955. Die Auslösung von Mutationen als Methods der Obstzüchtung. I. Isolierung von Mutanten in Anlehnung an primäre Veränderungen. *Züchter*, **25**, 10, 290-302.

ZWINTZSCHER M., 1962. Methoden zur Isolierung induzierter Mutanten der Baumobstgehölze. *Mitt. Obst. und Garten Klosterneuburg*, sér. **12**, 125-137.

ZWINTZSCHER M., 1966. Obstzüchtung mit Hilfe induzierter Mutanten. *Proc. Balsgard fruit breeding Symp.*, 1964, 21-39.

ZWINTZSCHER M., 1967. On the variability of Isolates of the *Sour Cherry* Variety *Schattenmorelle* from a Mutation Trial. *Induzierte Mutationen und Ihre Nützung*, Erwin Baur Gedächtnisvorlesugen Akademie-Verlag., 1966, 363-367.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (1), 45-54.

LA STÉRILITÉ MÂLE CYTOPLASMIQUE DU TOURNESOL

I. — PREMIÈRES ÉTUDES SUR LA RESTAURATION DE LA FERTILITÉ

P. LECLERCQ

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Clermont-Ferrand
Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

On peut obtenir la restauration de la fertilité mâle sur un tournesol mâle-stérile cytoplasmique, à l'aide d'un gène dominant : *Msc* 1.

Le « caractère » du cytoplasme S (stérilisant) responsable de la stérilité mâle cytoplasmique vient de l'espèce sauvage *Helianthus petiolaris* NUTT., mais il ne paraît pas toujours entièrement stabilisé dans les premières générations qui suivent le croisement initial : *H. petiolaris* ×*H. annuus* L. (Tournesol).

Quelques résultats suggèrent la possibilité de transmission de la stérilité mâle par greffe.

Mots clés : *croisements interspécifiques, greffe, restauration de fertilité, stérilité mâle cytoplasmique, Tournesol, variation cytoplasmique.*

INTRODUCTION

Une stérilité mâle cytoplasmique a été obtenue chez le Tournesol en croisant *Helianthus petiolaris* NUTT. par *Helianthus annuus* L. (LECLERCQ, 1969). En R_1 (*H. petiolaris* × *H. annuus*^{2}), nous avions observé 2 plantes mâle-stériles sur 9. Ces 2 plantes, après recroisement par *H. annuus*, nous avaient donné des descendances R_3 (*H. petiolaris* × *H. annuus*^{4}) et R_4 (*H. petiolaris* × *H. annuus*^{5}) le plus souvent entièrement mâle-stériles. Nous avions avancé une interprétation selon laquelle ce phénomène était dû à la coexistence d'un cytoplasme d'*H. petiolaris* et de chromosomes d'*H. annuus*.

Pour utiliser cette stérilité mâle dans la production d'hybrides commerciaux, il faut disposer de génotypes capables de restaurer la fertilité mâle et destinés à servir de parents mâles dans les champs de fabrication d'hybrides.

D'autre part, pour combiner rapidement le pouvoir de restauration de la fertilité mâle et une bonne valeur hybride, il faut connaître le déterminisme génétique de la restauration de fertilité.

I. — RECHERCHES DE LIGNÉES RESTAURANT LA FERTILITÉ MÂLE

1. — *Rappel de définitions*

Un génotype mainteneur de stérilité (ou, en abrégé, mainteneur), est celui d'une plante qui, fécondant une plante mâle-stérile, donne une descendance entièrement mâle-stérile. Les gènes de restauration de fertilité (ou, en abrégé, de restauration) sont présents chez une plante qui, fécondant une plante mâle-stérile, donne une descendance au moins partiellement mâle-fertile.

2. — *Méthodes*

En partant de la théorie selon laquelle la stérilité mâle cytoplasmique est due à la cœxistence d'un cytoplasme d'*Helianthus petiolaris* NUTT. et de gènes d'*Helianthus annuus* L., nous devons distinguer facilement les génotypes mainteneurs de stérilité des non-mainteneurs en utilisant des plantes à cytoplasme « *petiolaris* » ; les plantes fertiles auront les gènes de restauration, les plantes stériles auront les gènes mainteneurs ; si une descendance issue d'autofécondation est entièrement mâle-fertile, on doit supposer qu'elle est homozygote pour les gènes de restauration ce que nous pourrons vérifier en utilisant son pollen pour féconder un mâle stérile : un tel croisement doit donner naissance uniquement à des plantes fertiles, si les gènes de restauration sont dominants. Or cette dominance peut être supposée au départ à partir de l'observation de la F_1 :

H. petiolaris × *H. annuus*

qui s'est montrée entièrement fertile.

Toutes les plantes utilisées comme femelles seront issues par filiation maternelle de ce croisement de départ, ce que nous exprimerons en disant qu'elles ont un cytoplasme « *petiolaris* ». Notre croisement initial a fait intervenir une seule plante de *H. petiolaris*.

Pour nommer les descendances, nous utilisons un nombre si elles sont issues d'autofécondation, une lettre si elles viennent d'un croisement de 2 plantes ; la lettre appartient au début de l'alphabet : *a*, *b*, *c*,..., si le parent mâle est un Tournesol pur (cytoplasme et gènes), c'est-à-dire un Tournesol qui n'a pas d'*H. petiolaris* dans son ascendance ; on utilise la fin de l'alphabet *z*, *y*, *x*,... si le parent mâle a un cytoplasme « *petiolaris* ». Par exemple, pour obtenir *b-c*-2-1-10, nous avons pollinisé une F_1 (*H. petiolaris* × Tournesol) par un tournesol pur, puis pratiqué trois autofécondations successives.

TABLEAU I

*Mise en évidence dans 4 descendances ayant le cytoplasme d'*H. petiolaris*, de l'homozygotie pour les gènes de restauration de fertilité*

Nom de la descendance	Constitution de la descendance		Résultats du croisement de mâle-stériles cytoplasmiques par des mâle-fertiles (appartenant à la 2[e] colonne du tableau)	
	mâle-stériles	mâle-fertiles	mâle-stériles	mâle-fertiles
b-c-4-5	0	9	0	44
b-c-1-2-1-1	0	5	0	11
b-c-2-1-10	0	5	0	12
b-c-2-1-17	0	5	0	21

3. — *Résultats*

Quatre descendances entièrement mâle-fertiles sur cytoplasme « *petiolaris* » ont donné, par pollinisation de mâle-stériles cytoplasmiques (appartenant à des descendances entièrement mâle-stériles), 4 descendances entièrement mâle-fertiles. Le pouvoir de restauration apparaît donc fixé (voir tabl. 1).

II. — DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE DE LA RESTAURATION DE FERTILITÉ

Le tableau 2 décrit d'abord les 3 familles des 4 plantes qui sont à l'origine du tableau 1. L'hypothèse de la restauration de la fertilité par un gène dominant est suggérée par les disjonctions observées.

TABLEAU 2

Mise en évidence d'un gène dominant pouvant restaurer la fertilité mâle

Origine de la descendance	Nom de la descendance	Constitution de la descendance		Répartition théorique	Probabilité correspondante
		Mâle-stériles	Mâle-fertiles		
Descendances issues d'autofécondation d'un mâle-fertile	*b-c-4*	13	23	1 : 3	> 0,05
	b-c-1-2	1	7		
	b-c-2-1	19	42	1 : 3	> 0,05
Descendance issue de fécondation d'un mâle-stérile par un mâle-fertile	*b-c-1-a-z*	55	45	1 : 1	> 0,05
Descendance issue d'autofécondation d'un mâle-fertile	*b-c-1-a-z-1*	65	215	1 : 3	> 0,05

Par ailleurs, en pollinisant un mâle-stérile de la descendance *b-c-1-a* (composée de 23 plantes mâle-stériles sur 23), par un mâle-fertile à cytoplasme « *petiolaris* », nous avons obtenu une descendance *b-c-1-a-y* composée de 55 mâle-stériles et 45 mâle-fertiles (répartition statistiquement non différente de 1 : 1).

L'autofécondation d'une de ces plantes mâle-fertiles a donné 65 mâle-stériles et 215 mâle-fertiles (répartition statistiquement non différente de 1 : 3).

L'ensemble de tous les résultats des tableaux 1 et 2 est explicable par l'hypothèse d'un gène dominant capable de restaurer la fertilité mâle : soit M*sc* 1 ce gène.

III. — TRANSFORMATION DU CYTOPLASME (voir tabl. 3)

Désignons par S le cytoplasme indispensable à la manifestation de la stérilité mâle-cytoplasmique, par F le cytoplasme empêchant cette manifestation.

TABLEAU 3

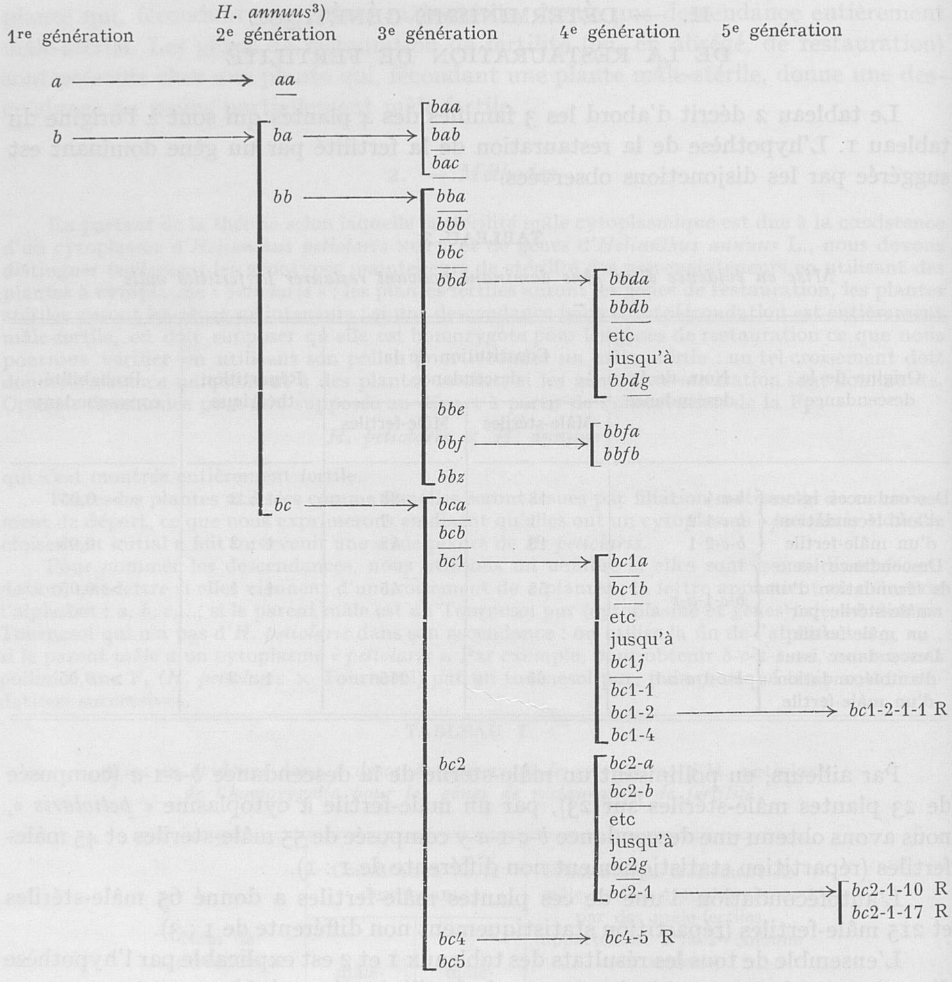
Montrant la stabilisation progressive pour la stérilité mâle au cours des générations

Descendances R_1 (*H. petiolaris* × *H. annuus*[2])

Les descendances stabilisées pour la stérilité mâle sont soulignées. Une descendance stabilisée est entièrement mâle-stérile, et ce caractère se conserve, en règle générale, après fécondation par une lignée de Tournesol.

Les descendances possédant les gènes de restauration de fertilité à l'état homozygote sont désignées par la lettre R.

R_2 (*H. petiolaris* = *H. annuus*[3])



Nous avions observé (Leclercq, 1969) 4 descendances qui, entièrement mâle-stériles à chaque génération depuis la R_1, (*H. petiolaris* recroisé lors de 2 générations successives par *H. annuus* = *H. petiolaris* × *H. annuus*[2]), s'étaient révélées complètement mâle-fertiles en R_4 (*H. petiolaris* × *H. annuus*[5]). L'ensemble de nos observations, portant en particulier sur des lignées-sœurs des lignées pollinisatrices en R_3, nous amenait à conclure que tous les génotypes de Tournesol étaient mainteneurs

de stérilité. C'est pourquoi nous avions supposé alors que les 4 lignées de Tournesol pollinisatrices en R_3 n'avaient pas les gènes de restauration de fertilité ; pour vérifier cette hypothèse, nous avons fécondé d'autres mâle-stériles cytoplasmiques par 2 de ces 4 lignées ; les 2 descendances obtenues se sont montrées entièrement mâle-stériles (avec 38 et 26 plantes) : les parents mâles étaient bien mainteneurs de stérilité. L'apparition de 4 descendances entièrement fertiles doit donc s'expliquer par une transformation qui a fait passer le cytoplasme des parents femelles de l'état S à l'état F.

Ce phénomène a été observé pour au moins 2 autres plantes mâle-fertiles à cytoplasme « *petiolaris* » (appartenant aux descendances *bc*-1-4 et *bc*-5). La théorie aurait voulu qu'elles aient un cytoplasme S et qu'elles soient fertiles à cause de la présence d'au moins un gène dominant restaurant la fertilité : M*sc*-1. En utilisant ces 2 plantes pour polliniser 2 mâle-stériles, on a obtenu respectivement :

— 42 mâle-stériles et 2 fertiles ;
— 7 mâle-stériles.

Les deux parents mâles n'ont donc pas les gènes restaurant la fertilité ; comme ils sont fertiles, on doit conclure qu'ils ont un cytoplasme F. Cependant, on sait qu'ils sont sur cytoplasme « *petiolaris* ». On est donc amené à conclure que le cytoplasme d'origine « *petiolaris* » n'est pas toujours S. La R_1 d'origine (*bc*) de ces 2 plantes à cytoplasme « *petiolaris* » et F, a pourtant donné naissance également à des descendances entièrement mâle-stériles (15 lignées avec 295 plantes en R_4), ayant donc un cytoplasme « *petiolaris* » et S. Ainsi, nous pouvons supposer que *bc* avait un cytoplasme non-stabilisé, susceptible de donner naissance à des individus à cytoplasme F, comme à des individus à cytoplasme S stabilisé.

Ce même phénomène d'instabilité du cytoplasme est apparent dans la descendance *bb*, composée de 9 plantes mâle-stériles et 22 fertiles. Après pollinisation de 6 plantes mâle-stériles, sur les 9, par différentes lignées de Tournesol, supposées mainteneuses, on trouve 3 descendances entièrement mâle-stériles, avec 62 plantes au total (*bba, bbb, bbc*) et 3 descendances hétérogènes, ayant au total 56 mâle-stériles pour 14 mâle-fertiles (*bbd, bbe, bbf*).

En pollinisant, dans *bbf* (comprenant 16 mâle-stériles et 8 mâle-fertiles), 2 mâle-stériles par du Tournesol, on observe encore 2 descendances en disjonction :

bbfa : 18 mâle-stériles et 3 mâle-fertiles

bbfb : 20 mâle-stériles et 3 mâle-fertiles.

Ainsi, le cytoplasme apparaît encore non stabilisé en R_3 pour *bbf*. Par contre, dans *bbd* (comprenant 20 mâle-stériles et 5 mâle-fertiles) la pollinisation de 7 plantes mâle-stériles par le parent mâle (tournesol pur) de *bbd* donne 7 descendances entièrement mâle-stériles (avec 104 plantes au total) ; le cytoplasme était donc stabilisé en R_2 pour *bbd*.

En règle générale, un cytoplasme stabilisé ne retourne plus à l'état non stabilisé : ainsi, si nous considérons les 3 descendances stabilisées : *bba, bbb, bbc*, elles fournissent elles-mêmes des descendances stabilisées, entièrement mâle-stériles :

bba : 2 descendances de 9 et 11 plantes

bbb : 2 descendances de 9 et 25 plantes

bbc : 1 descendance de 20 plantes.

Nous pouvons observer le même phénomène pour *ba* et *aa*, qui étaient stabilisés respectivement en R_2 et R_1 : même les 4 descendances R_4 issues de *aa*, passées de l'état S à l'état F, ne l'ont pas fait par l'intermédiaire d'une phase d'instabilité.

IV. — ESSAIS DE TRANSMISSION DE LA STÉRILITÉ MÂLE PAR GREFFE (fig. 1, 2, 3)

Dans le but de transférer rapidement la stérilité mâle cytoplasmique à des variétés de haute valeur agronomique, nous avons tenté la greffe d'un mâle-fertile mainteneur sur un porte-greffe mâle-stérile. Utilisant un mâle-stérile stabilisé (c'est-à-dire appartenant à une descendance homogène pour la stérilité mâle) nous avons observé, l'année de la greffe, la fertilité mâle normale des greffons. L'autofécondation de ces greffons a donné 3 descendances dont 2 étaient entièrement mâle-fertiles (avec 4 et 8 plantes), la 3e ayant 4 mâle-stériles pour 98 mâle-fertiles. Cette expérience demandera évidemment à être répétée avant qu'on puisse conclure à la possibilité de transfert de la stérilité mâle par greffe.

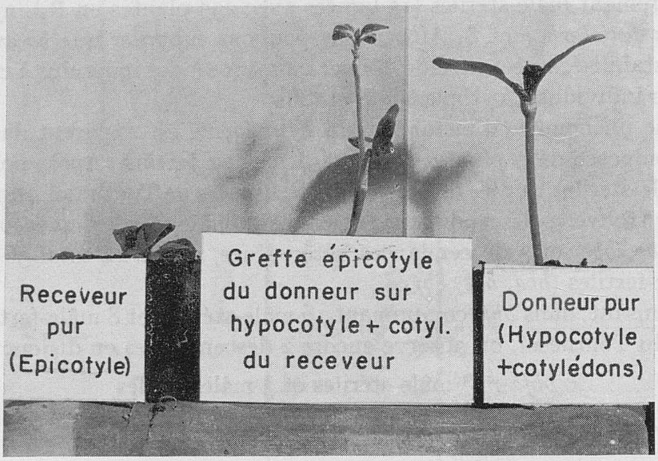


FIG. 1. — *Donneur et receveur peuvent être conservés comme témoins : le 1er* (à droite) *grâce aux ramifications axillaires des cotylédons, le 2e* (à gauche) *grâce à la bouture de l'épicotyle*

Après avoir réalisé la greffe inverse de la précédente, c'est-à-dire de greffons mâle-stériles sur porte-greffes mâle-fertiles, nous avons observé que les greffons portaient des capitules mâle-stériles à la floraison, comme il était prévisible. Pollinisés par des tournesols (mainteneurs de stérilité) ils ont donné deux descendances entièrement mâle-stériles, avec 154 et 149 plantes.

Ainsi la transmission de la fertilité mâle n'a pas été observée. Sur un effectif pourtant plus restreint, les résultats obtenus suggèrent la possibilité de transmission de la stérilité mâle, au moins après observation de la 2e floraison qui suit la greffe.

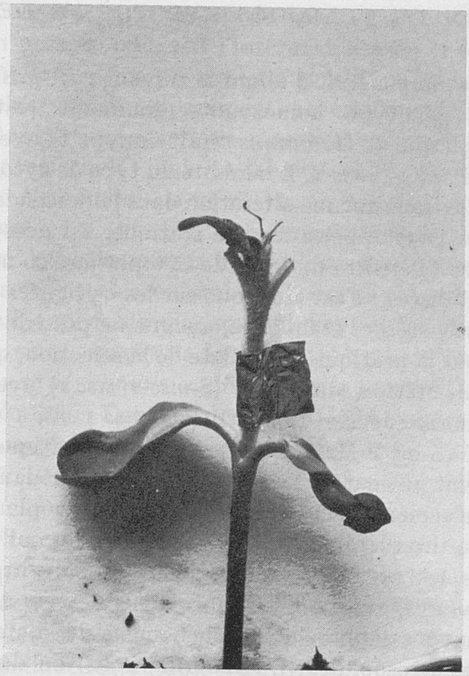


FIG. 2. — *Un morceau de feuille d'aluminium assure le contact nécessaire à la soudure des tissus herbacés en atmosphère humide*

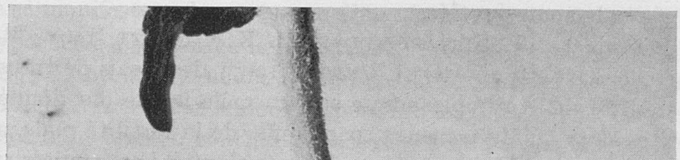


FIG. 3. — *Après quelques jours en atmosphère humide, la soudure de greffe est assurée ; la plante pourra végéter en conditions normales*

DISCUSSION DE QUELQUES HYPOTHÈSES DE TRAVAIL

Le modèle le plus simple était d'abord le suivant : *H. petiolaris* aurait un cytoplasme S, avec un génotype homozygote dominant restaurant la fertilité : M*sc*-1 M*sc*-1 ; le cytoplasme de *H. annuus* serait de type F, avec un génotype ne restaurant pas la fertilité : *msc*-1 *msc*-1. L'hérédité du type de cytoplasme (S ou F) serait entièrement maternelle, sans aucune altération dans la descendance.

Ce modèle, qu'on peut appeler modèle statique, est acceptable pour les gènes chromosomiques. Pour l'hérédité du type de cytoplasme, ce modèle s'applique bien aux descendances stabilisées : c'est ainsi que sur les 95 lignées de Tournesol utilisées pour polliniser des mâle-stériles stabilisées, aucune ne possède les gènes de restauration de la fertilité. Pour la pratique immédiate de la sélection, qui utilisera seulement des descendances mâle-stériles stabilisées (S-*msc*-1 *msc* 1) avec leurs lignées isogéniques mâle-fertiles mainteneuses de stérilité (F-*msc* 1 *msc* 1) et des parents mâles restaurant la fertilité (S ou F-M*sc* 1 M*cs* 1), le modèle statique est suffisant, car il s'applique parfaitement au matériel susceptible de passer dans les mains des praticiens (producteurs de semences, cultivateurs).

Mais il faut faire intervenir un modèle dynamique pour expliquer l'instabilité du cytoplasme dans les premières générations qui suivent le croisement initial *H. petiolaris* × *H. annuus*, avec une tendance générale vers une stabilisation quasi irréversible. Nous pouvons rapprocher ce phénomène de la stabilisation de la sensibilité au CO_2 chez les Drosophiles (L'Héritier, 1962) ou du passage de la forme lytique à la forme intégrée pour les phages de Bactéries lysogènes. Le rapprochement entre ces 2 phénomènes et la stérilité mâle cytoplasmique des Végétaux supérieurs a déjà été fait (L'Héritier, 1955), mais il prend une force nouvelle dans le cas du Tournesol, puisque nous observons une forme instable donnant naissance à une forme stable, alors que dans les autres cas de stérilité mâle cytoplasmique, seule la forme stable a été généralement signalée.

Chez le Pétunia (J. R. Edwardson et M. K. Corbett, 1961 ; R. Frankel, 1962), comme chez la Betterave (G. J. Curtis, 1967), des essais de transmission par greffe de la stérilité mâle cytoplasmique sur un mâle-fertile ont donné un certain taux de réussite, alors que le transfert, par greffe, de la fertilité mâle sur un mâle-stérile a toujours échoué, bien que les 2 tentatives aient été entreprises sur des effectifs sensiblement égaux. Cette observation, qui concorde avec nos propres résultats, renforce l'hypothèse d'un virus comme cause fondamentale de la stérilité mâle-cytoplasmique. En effet, on conçoit bien la possibilité de transférer par greffe un virus, mais non l'absence d'un virus. Pourquoi un même virus pourrait-il donner naissance à 2 états cytoplasmiques différents : l'un stable et l'autre instable ? C'est une question à laquelle nous ne pouvons pas répondre actuellement.

Le caractère S doit être absent normalement du cytoplasme d'*H. annuus*, et il doit provenir d'*H. petiolaris*. Un des mécanismes possibles, ayant accompagné, ou provoqué, la différenciation des 2 espèces, pourrait être le suivant : supposons au départ un *H. petiolaris* F (sans virus), de génotype M*sc* 1 M*sc* 1 (restaurateur dominant) ; par acquisition du virus, certains individus deviennent des *H. petiolaris* S, toujours mâle-fertiles, sans apparition d'une barrière génétique entre ce nouveau

type et les *H. petiolaris* primitifs. La mutation de M*sc* 1 en *msc* 1, à partir de *H. petiolaris* F (primitif) est également sans conséquences immédiates visibles ; on obtient ainsi un *H. annuus* naissant, qui n'a pas de barrière génétique avec *H. petiolaris* primitif, mais qui en possède une, par l'intermédiaire de la stérilité mâle cytoplasmique, avec *H. petiolaris*. Si ce processus a présidé à leur séparation initiale, les 2 espèces ont pu évoluer ensuite séparément, accumulant de nouvelles différences à l'abri de cette première barrière génétique. Ce schéma n'implique pas obligatoirement la disparition de *H. petiolaris* F ; mais un tel type de *H. petiolaris*, même après croisements répétés avec *H. annuus*, ne ferait jamais apparaître la stérilité mâle cytoplasmique : peut-être les 2 types, F et S, coexistent-ils encore aujourd'hui dans l'espèce *H. petiolaris*. Avec les mêmes hypothèses, le cytoplasme S existe-t-il chez *H. petiolaris* sous forme instable ou stable ? Dans le premier cas, son passage à la forme stable ne serait explicable que sous l'influence du génotype du Tournesol ; dans le deuxième cas, son passage à la forme instable, dans les premières générations qui suivent le croisement *H. annuus* × *H. petiolaris*, serait dû à l'influence d'un génotype hybride interspécifique. Dans les deux cas, le changement d'état du cytoplasme serait déterminé par le génotype de la plante-hôte.

Considérant les Végétaux supérieurs en général, une question se pose : pourquoi la stérilité mâle et quelques déficiences chlorophylliennes sont-elles pratiquement les seuls caractères pour lesquels soit parfois admise une hérédité cytoplasmique ?

L'argument le plus souvent évoqué pour rejeter l'hypothèse d'une hérédité cytoplasmique est l'identité de 2 hybrides réciproques. Mais cet argument est tout à fait insuffisant : en effet, si on lui accordait de la valeur, il faudrait conclure que la stérilité mâle cytoplasmique restaurable n'est pas soumise à l'hérédité cytoplasmique, puisqu'à partir de 2 parents de formule S M*sc* 1 M*sc* 1 et F *msc* 1 *msc* 1, on obtient 2 hybrides réciproques également mâle-fertiles. Il faut pousser la comparaison jusqu'aux 2 F_2 issues des 2 F_1 réciproques (ou mieux encore jusqu'aux 2 recroisements : F_1 × parent ♂), avant de pouvoir rejeter l'hypothèse de l'hérédité cytoplasmique d'un caractère. Cette condition est valable pour tous les cas où la différence entre 2 cytoplasmes ne se manifeste qu'en présence d'un gène homozygote récessif.

Ces hypothèses provisoires ne résisteront peut-être pas à l'étude des résultats futurs ; elles présentent cependant l'avantage de permettre une interprétation cohérente des observations actuellement disponibles sur la stérilité mâle cytoplasmique du Tournesol, sans être en contradiction avec ce qu'on connaît de la stérilité mâle cytoplasmique des autres Végétaux supérieurs.

Reçu pour publication en juillet 1970.

SUMMARY

CYTOPLASMIC MALE STERILITY IN SUNFLOWER

I. — EARLY RESEARCH ON RESTORING FERTILITY

Cytoplasmic male sterility in Sunflower (P. LECLERCQ, 1969) can only be used to obtain commercial hybrids if male sterility restoring genotypes are available. Such genotypes have been discovered in homozygote condition : a dominant gene, called Msc 1, is equal to conferring to them the means of restoring fertility.

The « character » of S (sterilizing) cytoplasm, responsible for cytoplasmic male sterility, in the presence of a Sunflower genotype comes from the wild species *Helianthus petiolaris*, but it does not appear to be completely stabilized in the first generations that follow the original cross *H. petiolaris* × *H. annuus* (Sunflower). The unstable condition of the cytoplasm gives rise, more or less quickly, to a stable condition which makes the production of commercial hybrids possible.

Some results of observation suggest the possibility of transmitting male sterility by graft to a male fertile maintainer.

The inverse phenomenon (transmission of male fertility by graft to a male-sterile) has not been observed.

Some hypothesis, concerning the origin of cytoplasmic differences, are being discussed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CURTIS G. J., 1967. Graft transmission of male sterility in sugar beet. *Euphytica*, **16** (3), 419-424.

EDWARDSON J. R., CORBET M. K., 1961. Asexual transmission of cytoplasmic male sterility. *Proc. nat. Acad. Sci., U. S. A.*, **47**, 390-396.

EHRMAN L., WILLIAMSON D. L., 1965. Transmission by injection of hybrid sterility to non hybrid males in *Drosophila paulistorum* : preliminary report *Proc. nat. Acad. Sci.*, **54**, 481-483.

FRANKEL R., 1962. Further evidence on graft induced transmission to progeny of cytoplasmic male sterility in Petunia. *Genetics*, **47**, 641-646.

LECLERCQ P., 1968. Une stérilité mâle cytoplasmique chez le Tournesol. *Ann. Amélior. Plantes*, **19** (2), 99-106.

L'HÉRITIER Ph., 1955. Les virus intégrés et l'unité cellulaire. *Ann. Biol.*, **31**, 481-496.

L'HÉRITIER Ph., 1962. Les relations de virus héréditaire de la Drosophile avec son hôte. *Ann. Inst. Pasteur*, **102**, 511-526.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (1), 55-65.

NOUVELLES ORIENTATIONS DANS LA SÉLECTION DU MELON (*CUCUMIS MELO* L.) UTILISATION DE LA GYNŒCIE — MODIFICATION DE L'EXPRESSION DU SEXE PAR TRAITEMENTS CHIMIQUES (GIBBERELLINES-ETHREL) ET PAR GREFFAGE

G. ANAÏS

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,
Centre de Recherches d'Avignon, 84 - Montfavet
Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

Dans le cadre de la sélection pour le caractère de gynœcie chez le melon (*Cucumis melo* L.), nous avons entrepris des essais en vue de modifier l'expression du sexe. Les gibérellines ont une action masculinisante sur les gynoïques et les hermaphrodites sans toutefois provoquer d'apparition d'étamines chez les gynoïques. L'éthrel a une action féminisante sur les monoïques et andromonoïques, se traduisant par l'apparition de fleurs pistillées sur l'axe principal qui ne porte normalement que des fleurs staminées. Par greffage sur des monoïques, nous avons obtenu des fleurs staminées sur les gynoïques. Le caractère de gynœcie pourra être utilisé avec profit pour la fabrication des hybrides F_1.

Mots clés : *auxines, ethrel, gibberellines, greffe, gynœcie, Melon sexualité.*

INTRODUCTION

Les gynoïques sont utilisés chez le Concombre (*Cucumis sativus* L.) soit sous forme de variétés pour la production de fruits sans graines soit comme parents femelles pour la fabrication des hybrides F_1. L'exploitation pratique du caractère gynoïque date de 1960 (PETERSON). La description du caractère de gynœcie chez le melon (*Cucumis melo* L.) est plus récente (KUBICKI, 1966). Son utilisation peut être envisagée dans la sélection de cette espèce, c'est pourquoi nous avons entrepris l'introduction du caractère gynoïque dans une lignée de type *Cantaloup charentais* à partir du matériel gynoïque envoyé par KUBICKI (fruits à chair blanche, farineuse et insipide). Dans le but de mettre au point une méthode permettant l'autofécondation des gynoïques, nous avons abordé l'étude des techniques susceptibles de modifier l'expression du sexe.

I. — EXPRESSION DU SEXE

Chez le melon il existe des fleurs mâles (staminées), femelles (pistillées) et bisexuées.

Les variétés cultivées habituellement portent sur la même plante des fleurs staminées, et des fleurs pistillées (femelles chez les monoïques, bisexuées chez les andromonoïques). La tige principale et les ramifications formées à l'aisselle des 3 ou 4 premières feuilles ne portent que des fleurs mâles en bouquets.

Les fleurs pistillées solitaires apparaissent aux deux premiers nœuds des ramifications de deuxième ordre et d'ordre supérieur. Les nœuds suivants portent des fleurs mâles en bouquets.

Les nouveaux types étudiés se caractérisent par l'absence totale de fleurs mâles. Les gynoïques ne portent que des fleurs femelles et les hermaphrodites ne portent que des fleurs bisexuées. Les fleurs sont solitaires à chaque nœud chez les gynoïques et en bouquets chez les hermaphrodites.

Dans les lignées que nous avons sélectionnées pour la gynœcie, il existe des types où les fleurs femelles sont en bouquets. Nous rappelons brièvement le déterminisme

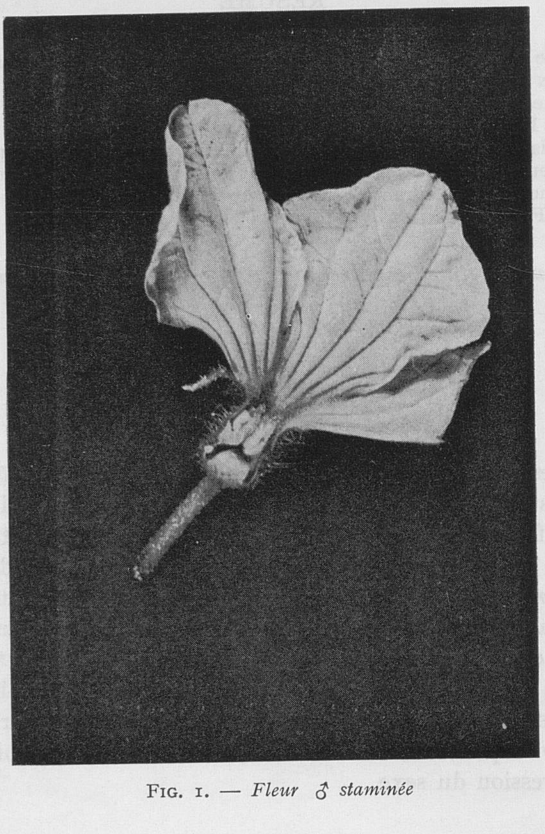


FIG. 1. — *Fleur ♂ staminée*

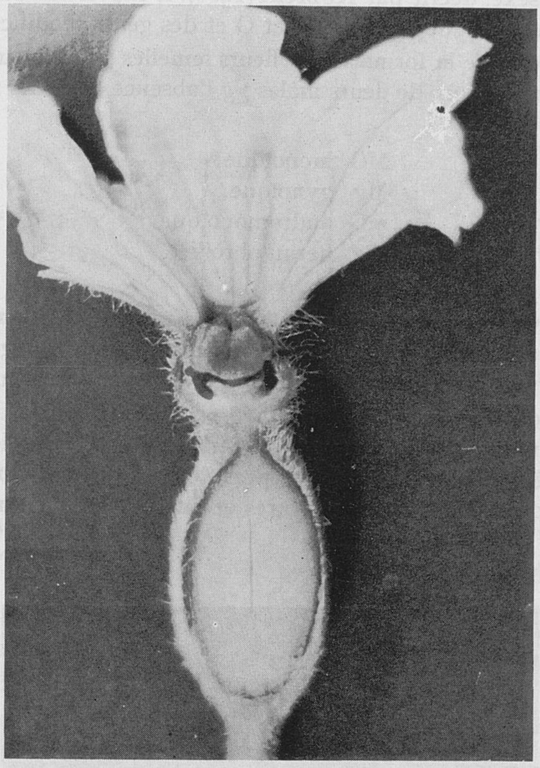


FIG. 2. — *Fleur* ♀ *pistillée*

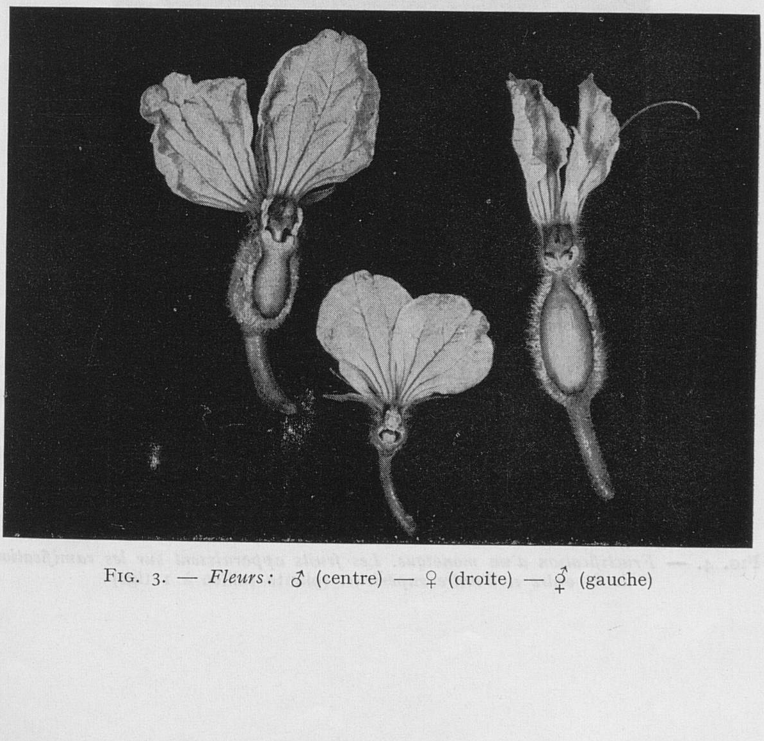


FIG. 3. — *Fleurs:* ♂ (centre) — ♀ (droite) — ⚥ (gauche)

de l'expression du sexe, décrit par KUBICKI (1966). L'expression du sexe est contrôlée par deux gènes majeurs indépendants M et G et des gènes modificateurs.

L'allèle M détermine la formation de fleurs femelles ; *m* de fleurs bisexuées. L'allèle G détermine la présence de fleurs mâles ; *g* l'absence de fleurs mâles. On obtient 4 phénotypes :

MG monoïque
M*g* gynoïque
*m*G andromonoïque
mg hermaphrodite

Les variétés cultivées dans le type *Cantaloup charentais* sont andromonoïques. Il existe une liaison entre les caractères fleur femelle et fruit allongé de sorte que les monoïques et les gynoïques sont à fruits allongés. Cette liaison a pu être brisée.

L'expression du sexe peut être modifiée par les conditions du milieu environnant (longueur du jour, température) et les substances de type hormonal (gibbérellines, auxines). Les jours longs, températures élevées et gibbérellines sont masculinisants. Les jours courts, basses températures et auxines sont féminisants.



FIG. 4. — *Fructification d'un monoïque. Les fruits apparaissent sur les ramifications de 2e ordre et d'ordre supérieur.* (plante taillée à 1 tige)

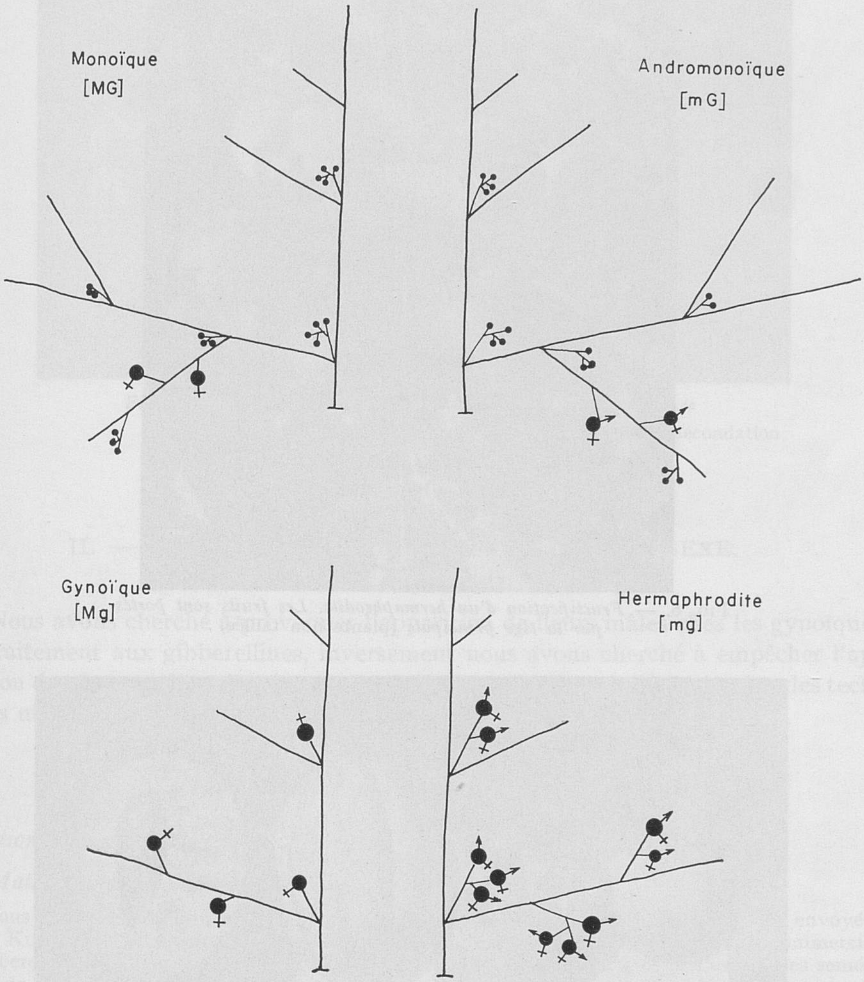


FIG. 5. — *Schéma de l'expression du sexe chez le melon* (Cucumis melo L.)

- Bouquet de fleurs mâles
- ♀ Fleurs femelles
- ⚥ Fleurs bisexuées



FIG. 6. — *Fructification d'un hermaphrodite. Les fruits sont portés par la tige principale* (plante non taillée)

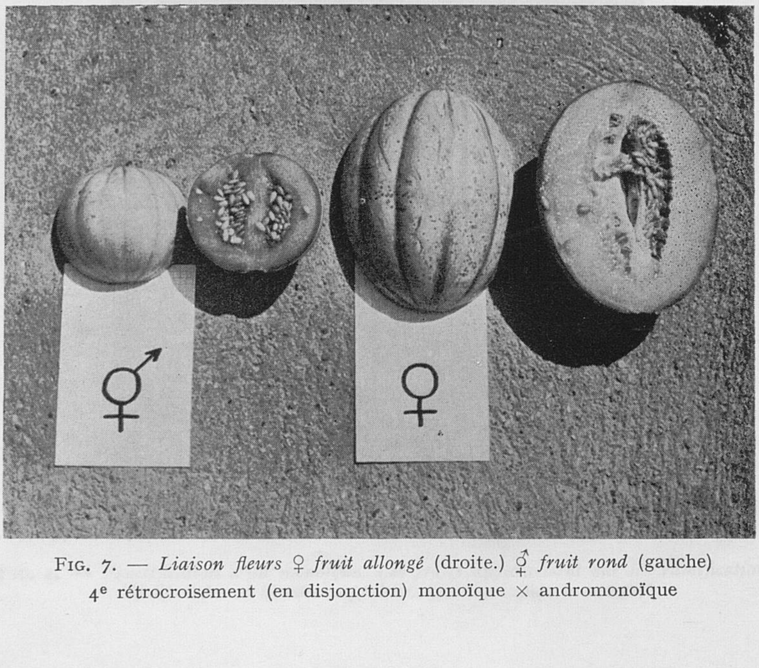


FIG. 7. — *Liaison fleurs ♀ fruit allongé* (droite.) ⚥ *fruit rond* (gauche)
4[e] rétrocroisement (en disjonction) monoïque × andromonoïque

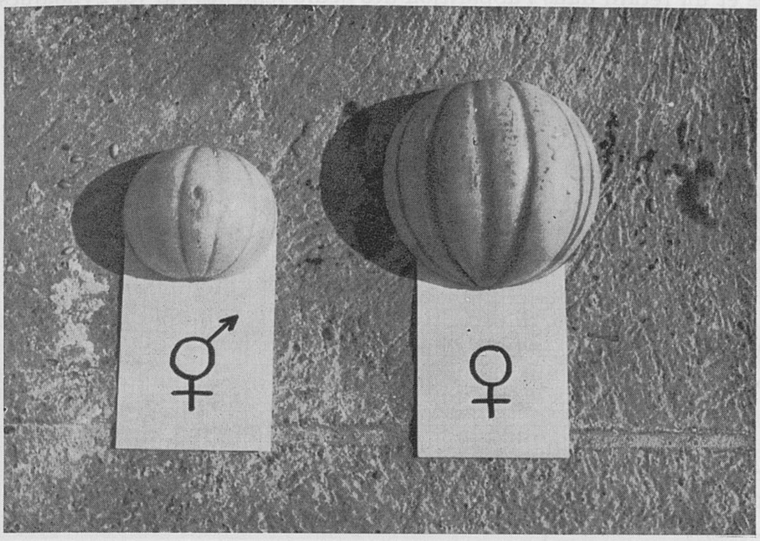


FIG. 8. — *Liaison fleur ♀ fruit allongé. La liaison est brisée*
4ᵉ rétrocroisement (monoïque × andromonoïque). 4ᵉ autofécondation

II. — MODIFICATION DE L'EXPRESSION DU SEXE.

Nous avons cherché à provoquer l'apparition de fleurs mâles chez les gynoïques par traitement aux gibberellines, inversement nous avons cherché à empêcher l'apparition des fleurs mâles chez les monoïques par traitement à l'éthrel, selon des techniques utilisées pour le concombre.

A. — *Transformation des gynoïques et hermaphrodites.*

I. *Action des gibberellines.*

Matériel et méthodes.

Nous disposions de lots de graines 50 p. 100 gynoïques, 50 p. 100 hermaphrodites envoyées par B. KUBICKI. Nous avons utilisé successivement au cours des essais, un mélange commercial de gibberellines, de l'acide gibberelliques (GA3), et des gibberellines 4 et 7. Les plantes semées en pot de ∅ 10, furent repiquées en pots de ∅ 14 remplis de terreau et placés dans un compartiment de serre avec éclairage d'appoint selon un dispositif d'essai bloc avec 5 répétitions de 6 plantes. Pendant toute la durée des essais le compartiment fut maintenu en conditions de jour long (jour naturel + complément d'éclairage à 16 heures). Les traitements ont été faits par pulvérisation en solution aqueuse additionnée d'un mouillant (tween 20), à raison de 3 traitements par semaine durant 3 semaines, le premier traitement étant fait au stade première feuille étalée.

Résultats.

Les traitements avec le mélange commercial n'ont provoqué aucune modification dans l'expression du sexe ; nous avons seulement noté un faible allongement des plantes. Avec l'acide gibberellique à la dose de 1 000 p.p.m. et les gibberellines 4 et 7 à la dose de 50 p.p.m. nous avons obtenu l'apparition de fleurs mâles sur les herma-

phrodites et un retard dans l'apparition des fleurs femelles sur les gynoïques. Toutefois, nous n'avons pas obtenu de fleurs mâles sur les gynoïques. Sur les plantes hermaphrodites transformées, nous avons trouvé des fleurs présentant différents stades dans le développement de l'ovaire.

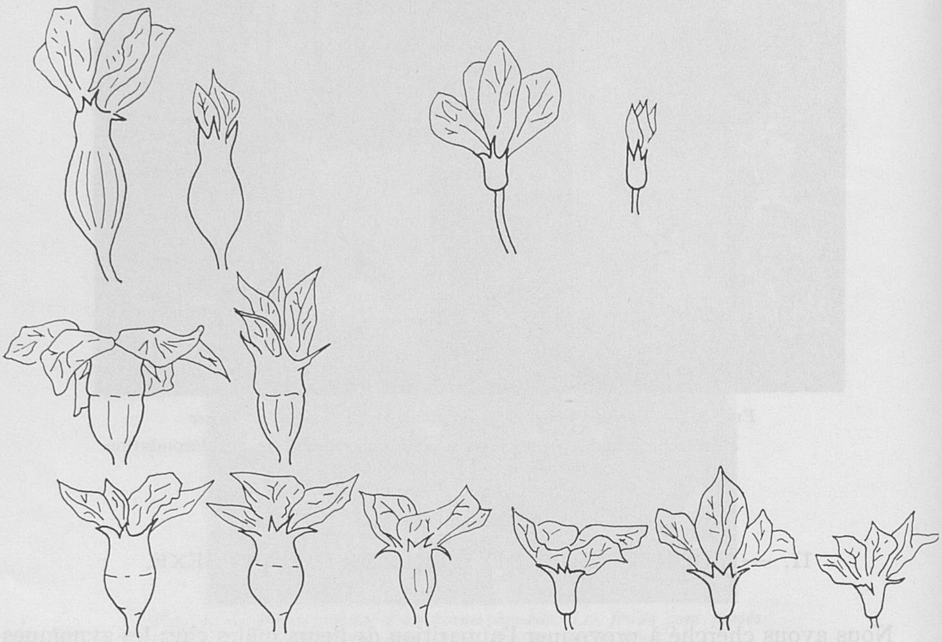


FIG. 9. — *Transformation d'un hermaphrodite par les gibberellines* (GA_3 GA_4 et -7)
En haut : témoin andromonoïque, fleurs bisexuées (gauche) et mâles (droite).
Au milieu : témoin hermaphrodite, fleurs bisexuées.
En bas : hermaphrodite traité gibbérellines.
Différents stades d'évolution des fleurs : bisexuées (gauche) à mâle (droite).

L'apparition des fleurs mâles semble résulter d'une inhibition du développement de l'ovaire, provoquée par les gibberellines. Le retard dans l'apparition des fleurs femelles chez les gynoïques peut également être attribué à une inhibition de même nature.

2. *Action du greffage.*

Matériel et méthodes.

Les traitements chimiques s'étant avérés inefficaces pour l'obtention de fleurs staminées chez les gynoïques, nous avons opéré le greffage de plantes gynoïques sur des plantes d'une lignée monoïque. Nous disposions de 5 plantes témoins gynoïques greffées sur gynoïques, et de 2 gynoïques greffées sur monoïques (lignée issue d'un croisement *Cantaloup d'Alger* × *Cantaloup charentais*).

Résultats.

Le greffage des gynoïques sur monoïques a provoqué l'apparition de fleurs bisexuées sur le greffon gynoïque. Les fleurs bisexuées ainsi obtenues sont en tout point comparables à celles des plantes sœurs de la lignée hermaphrodite et donnent des fruits ronds. Aucune modification des fleurs n'a été observée sur les témoins (fig. 10).

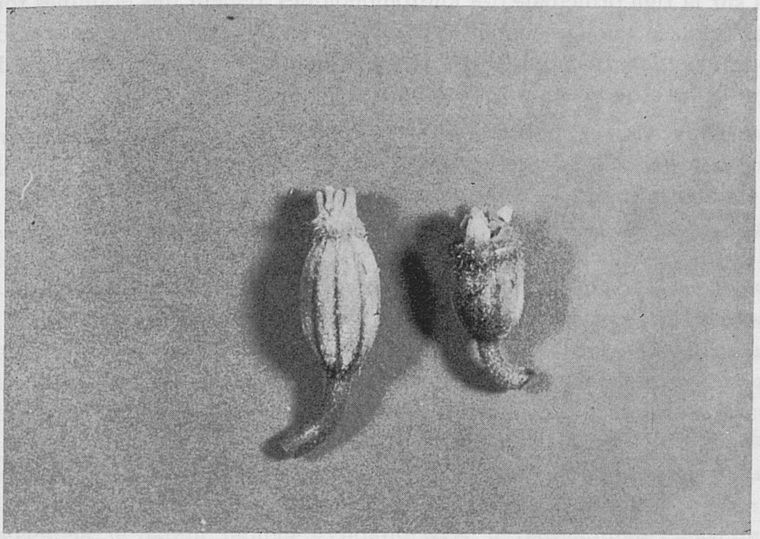


Fig. 10. — *Fleur femelle* (ovaire allongé)
Fleur hermaphrodite (ovaire court), obtenue après greffage des gynoïques sur monoïques

B. — *Transformation des monoïques et andromonoïques.*

Action de l'ethrel.

De nombreuses expériences de féminisation des Cucurbitacées par l'ethrel ont été réalisées (R. L. Lower, C. H. Miller, 1969). Nous avons voulu tester les applications possibles sur le Melon.

Matériel et méthodes.

Nous avons utilisé une lignée andromonoïque (*Doublon*) et une lignée monoïque (issue d'un croisement *Cantaloup d'Alger* × *Cantaloup charentais*). L'ethrel fut pulvérisé en solution aqueuse additionnée d'un mouillant (tween 20) aux doses de 120, 240, 480 et 960 ppm. (cumulées) en 1, 2, 4 ou 8 traitements. Le dispositif expérimental comprenait 2 plantes par traitement pour chaque lignée. Le premier traitement était effectué en serre au stade première feuille étalée, les suivants se succédaient à 4 jours d'intervalle. Les melons ont été plantés en tunnel plastique un mois après le premier traitement.

Résultats.

Chez les plantes traitées, des fleurs pistillées (femelles ou hermaphrodites) sont apparues sur la tige principale et les premières ramifications, dès le premier nœud. Les 2 à 3 premières fleurs apparues ont avorté, les suivantes ont donné des fruits normaux à graines viables. Les étamines des fleurs hermaphrodites étaient normales et à pollen actif. Aux doses de 960 p.p.m. en 2, 4 ou 8 traitements, nous avons noté un avortement de toutes les fleurs, même après l'arrêt des traitements. Le stade femelle continu sur la tige principale a duré environ 3 semaines au bout desquelles des fleurs mâles ont réapparu. L'ethrel a un effet nanifiant, qui tend à s'estomper après la fin des traitements.

Il convient de remarquer que les traitements à l'ethrel n'ont pas modifié la nature des fleurs pistillées (réglée par les allèles M et *m*), en effet les fleurs hermaphrodites

apparues sur la tige principale des andromonoïques avaient des étamines tout à fait normales. C'est le niveau auquel apparaissent les fleurs pistillées ou staminées qui a été modifié (action du couple G, *g*). Les modifications obtenues sont donc de même nature que celles observées sur le Concombre.

TABLEAU I

Essais ethrel : lignée monoïque

Doses (p.p.m.)	Témoin	120	240		480			960			
	0	120 × 1	240 × 1	120 × 2	480 × 1	240 × 2	120 × 4	960 × 1	480 × 2	240 × 4	120 × 8
Nœuds ♀	0	6	9	9,5	9,5	10,5	11,5	9	0	0	0
Nœuds ♂	21,5	13,5	11,5	12,5	10,5	9,0	13,5	10,5	0	0	0
L	6,8	7,3	7,1	6,6	7,4	7,4	5,6	7,4	7,4	4,9	4,2

L = Longueur moyenne des entre-nœuds en fin de saison (cm).
Nature des fleurs apparaissant sur la tige principale : les plantes ne sont pas taillées. Le premier traitement a été fait au stade première feuille étalée. On remarque l'effet défavorable sur la floraison aux doses cumulées élevées.

III. — APPLICATIONS EN SÉLECTION.

L'autofécondation des gynoïques devient possible par l'utilisation de la technique du greffage sur monoïques. Le greffage des melons gynoïques sur des potirons (*Cucurbita maxima* L.), décrit par P. R. Rowe provoque également l'apparition d'étamines. Il sera alors possible de disposer de lignées 100 p. 100 gynoïques. Dans le cas du greffage sur potiron, la multiplication des gynoïques peut se faire sans intervention manuelle pour l'autofécondation ; ce procédé semble préférable au greffage sur melon monoïque qui présente le risque de croisements parasites dus au porte-greffe monoïque.

Outre leur utilisation comme parents femelles des hybrides F_1, on peut envisager la culture des lignées gynoïques ayant une valeur agronomique propre, en association avec des pollinisateurs. Quelques essais préliminaires nous ont montré que l'on pouvait obtenir des fruits à développement parthénocarpique, naturel ou provoqué (hormones), chez les gynoïques, il n'est donc pas exclu que l'on puisse cultiver les gynoïques sans avoir recours à des pollinisateurs si les travaux en cours sur la parthénocarpie révèlent son intérêt pratique.

Par l'utilisation de l'ethrel nous avons la possibilité de transformer les monoïques en gynoïques. Des essais de fabrication d'hybrides avec un parent femelle monoïque, traité à l'ethrel sont en cours. Nous avons utilisé une lignée monoïque possédant un gène marqueur récessif (plante glabre *glgl*) afin de contrôler le taux d'hybrides.

CONCLUSION

Comme cela avait déjà été prouvé chez le concombre, nous avons pu mettre en évidence l'action masculinisante des gibberellines et l'action féminisante de l'ethrel sur le melon. Mais il subsiste des différences très importantes entre les deux espèces : alors qu'il est généralement possible d'obtenir des fleurs staminées chez les concombres gynoïques par traitements aux gibberellines, il n'en est pas de même chez le melon gynoïque. Par contre, le greffage sur potiron (P. R., ROWE, 1970) permet l'obtention de fleurs staminées chez le melon gynoïque, mais échoue chez le concombre gynoïque. La transformation obtenue par le greffage sur monoïque semble se situer au niveau de l'action du gène M : en effet, nous retrouvons chez les fleurs transformées la liaison entre fleur hermaphrodite et fruit rond, fleur femelle et fruit allongé. La caractéristique de plante entièrement femelle, liée à la possibilité que nous avons d'autoféconder les gynoïques après greffage, apporte une grande simplification dans les méthodes de fabrication des hybrides ; en effet, il suffira de planter en isolement le parent femelle gynoïque avec le parent mâle choisi (monoïque, andromonoïque ou hermaphrodite), et la pollinisation sera assurée par les insectes.

Reçu pour publication en juillet 1970.

SUMMARY

NEW WAYS FOR BREEDING MELON (*CUCUMIS MELO L.*) USE OF GYNŒCY. MODIFICATION OF SEX EXPRESSION BY CHEMICAL TREATMENTS (GIBBERELLINS-ETHREL) AND BY GRAFTING.

In relation with a breeding program for gynœcious muskmelon (*Cucumis melo* L.) attempts were made to modify sex expression. Gibberellin sprays caused a shift towards maleness in gynœcious and hermaphrodite lines however it was not possible to obtain staminate flowers with the gynœcious. Ethrel caused a shift towards femaleness in the monœcious and andromonœcious resulting in the formation of pistillate flowers on the main axis which normally bear staminate flowers. Grafting of gynœcious on monœcious rootstock induced staminate flower on the former. Gynœcy may be used with great profit for F_1 hybrid seed production.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

KUBICKI B., 1966. Genetic basis for obtaining gynœcious muskmelons lines and the possibility of their use for hybrid seed production. *Genet. Pol.*, **7**, 1, 27-30.

KUBICKI B., 1969 *a*. Sex determination in muskmelon *Cucumis melo* L. *Genet. Pol.*, **10**, 1-2, 145-165.

KUBICKI B., 1969 *b*. Comparative studies on sex determination in cucumber (*Cucumis sativus* L.) and muskmelon (*Cucumis melo* L.) *Genet. Pol.*, **10**, 1/2, 167-184.

LOWER R. L., MILLER C. H., 1969. Ethrel (2 chloroethane phosphonic acid) a tool for hybridizers. *Nature*, **222**, 5198, 1072-1073.

ROWE P. R., 1970. The genetics of sex expression and fruit shape, staminate flower induction, and F_1 hybrid feasibility of a gynœcious muskmelon. *Dissert. Abstr., U. S. A. Ser. B.*, **30**, 6,2 494 B.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (1), 67-74.

CARYOTYPE ET IDIOGRAMME DE DEUX POPULATIONS ROUMAINES DE *LOLIUM PERENNE* L. ET *LOLIUM MULTIFLORUM* LAMK.

P. RAICU [1] et RODICA CHIRILĂ

Chaire de Génétique,
Université de Bucarest

RÉSUMÉ

Cette étude a pour objectif principal d'établir le caryotype et l'idiogramme de deux populations roumaines de *Lolium*, l'une appartenant à l'espèce *L. perenne* (une population de Banat) et l'autre à l'espèce *L. multiflorum* (une population de Braşov).

On constate d'abord l'existence de quatre constrictions secondaires placées sur les chromosomes de la population de *Lolium perenne*, et trois constrictions secondaires chez la population de *Lolium multiflorum*.

Nous avons constaté également quelques différences en ce qui concerne la structure des caryotypes respectifs par rapport à d'autres populations des mêmes espèces, étudiées par divers auteurs.

Mots clés : *caryotype, évolution, idiogramme,* Ray-grass.

INTRODUCTION

Dans le genre *Lolium*, on trouve plusieurs espèces, possédant le même nombre de base ($x = 7$) et le même degré de ploïdie ($2n = 14$). Dans le groupe des espèces allogames, ce sont surtout *Lolium perenne* et *Lolium multiflorum* qui présentent une importance pratique.

L'étude comparative du caryotype et de l'idiogramme chez les espèces de ce genre peut donner des indications intéressantes sur les processus de spéciation, l'évolution du matériel génétique et la diversification de la garniture chromosomique.

(1) Professeur-docteur Petre Raicu, Universitatea din Bucuresti, Catedra de Genetica, Aleea Portocalilor 1-3, Romania.

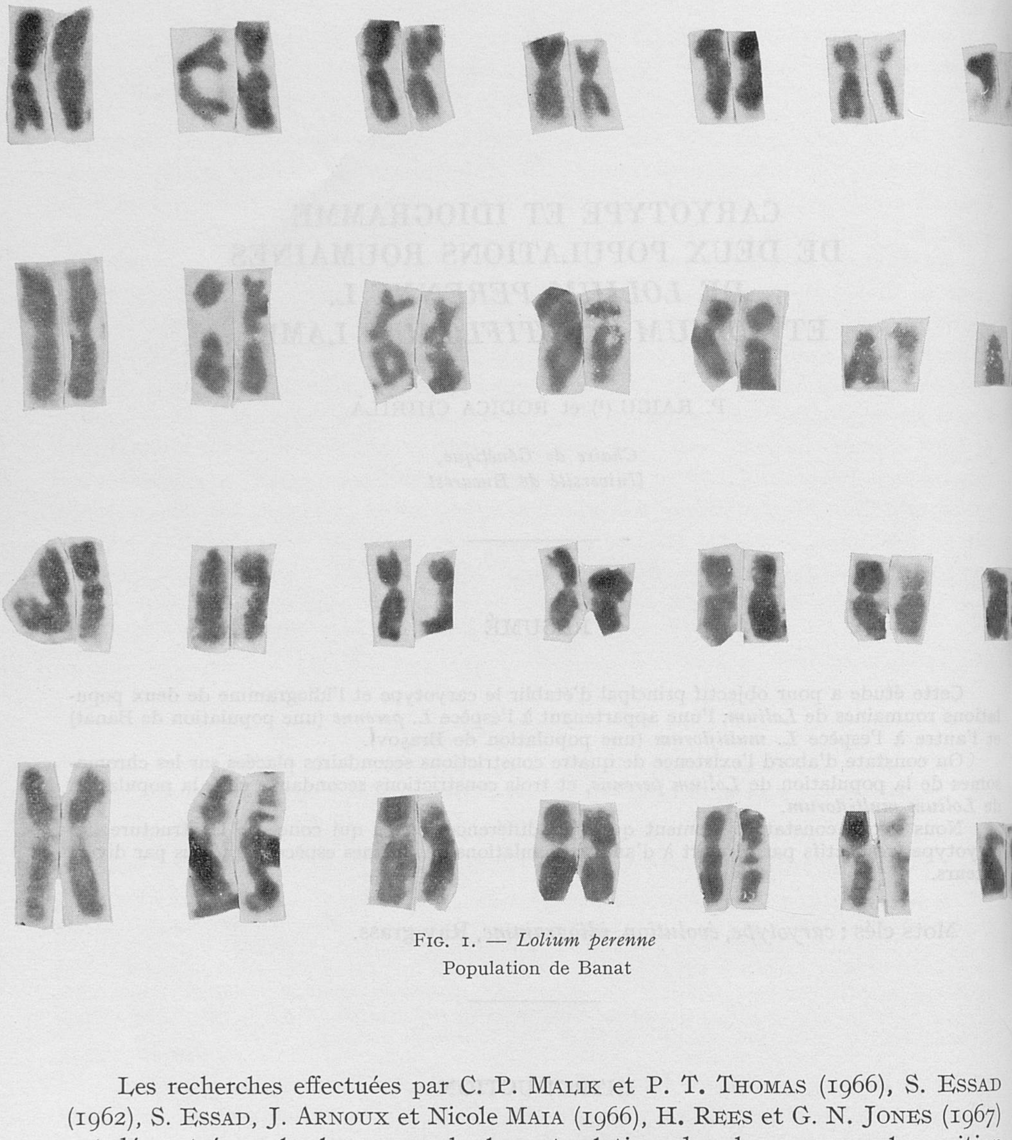


FIG. 1. — *Lolium perenne*
Population de Banat

Les recherches effectuées par C. P. MALIK et P. T. THOMAS (1966), S. ESSAD (1962), S. ESSAD, J. ARNOUX et Nicole MAIA (1966), H. REES et G. N. JONES (1967) ont démontré que les longueurs absolues et relatives des chromosomes, la position du centromère et le rapport des longueurs des deux bras, la présence de constrictions secondaires et de satellites, etc., ont une valeur cytotaxonomique et génétique. Ces données fournissent des renseignements sur la garniture chromosomique des espèces et des variétés.

Dans le cadre d'une étude plus ample sur la cytogénétique des espèces de *Lolium perenne* et *Lolium multiflorum*, nous avons abordé l'étude comparative cytologique et statistique du caryotype de deux populations roumaines. Nous avons établi les idiogrammes de ces deux populations pour identifier les différences structurales entre le génome des formes roumaines et celui des formes étrangères.

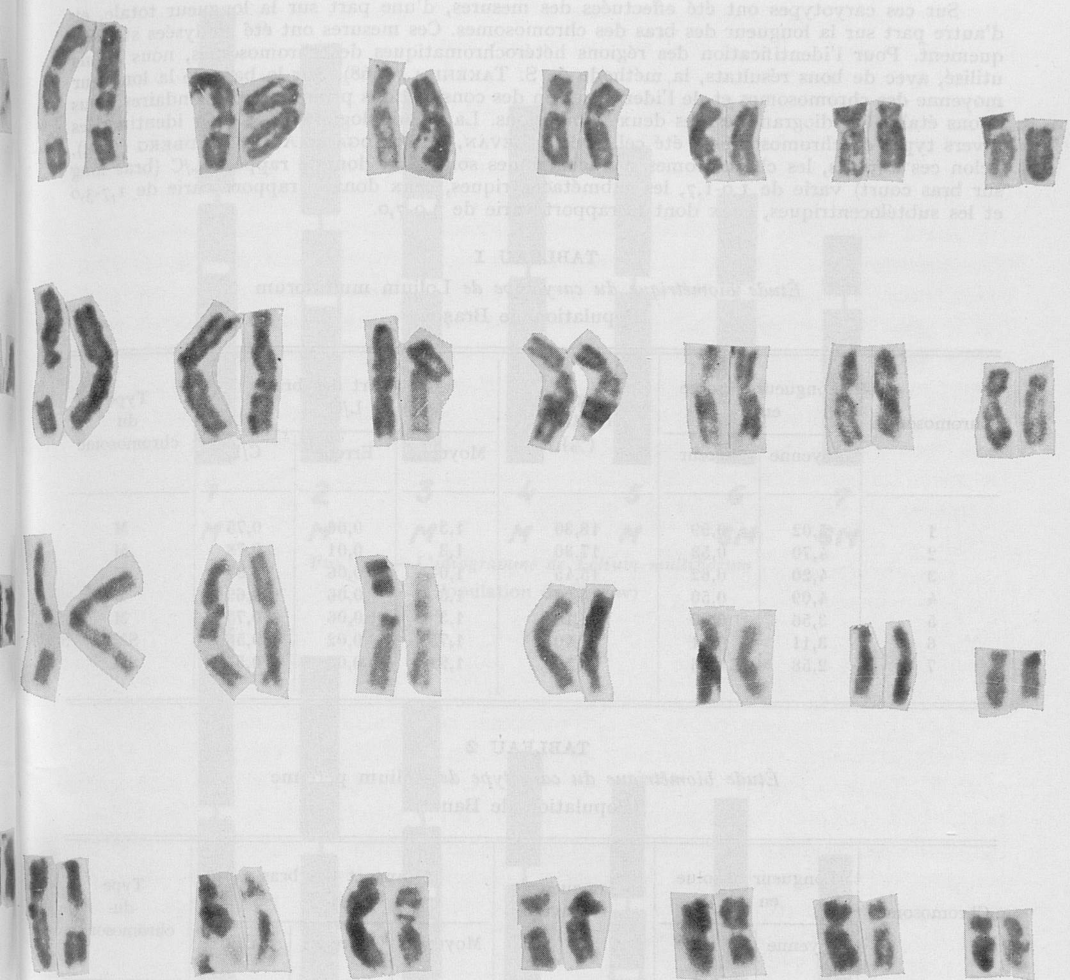


FIG. 2 — *Lolium multiflorum*
Population de Braşov

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour cette étude nous avons utilisé une population de Banat appartenant à *Lolium perenne* et une population de Braşov appartenant à *Lolium multiflorum*. Ces deux populations présentent une bonne adaptation aux conditions locales de milieu et présentent donc un intérêt pratique.

Les plaques métaphasiques ont été obtenues à partir de meristèmes radiculaires placés dans une solution saturée d'alfa-monobromonaphtalène (à laquelle ont été ajoutées quelques gouttes de colchicine à 0,2 p. 100) pendant 25 mn. La coloration a été effectuée par la méthode de Feulgen, après fixation dans l'alcool acétique (3 : 1) et une hydrolyse de 12 mn dans l'HCl N à 60°C. Après coloration, des préparations de type « squash » ont été effectuées. Les plaques métaphasiques bien étalées ont été photographiées et ainsi 12 plaques métaphasiques ont été obtenues chez *Lolium perenne*, et 13 chez *Lolium multiflorum* (× 1 600).

Sur ces caryotypes ont été effectuées des mesures, d'une part sur la longueur totale, et d'autre part sur la longueur des bras des chromosomes. Ces mesures ont été analysées statistiquement. Pour l'identification des régions hétérochromatiques des chromosomes, nous avons utilisé, avec de bons résultats, la méthode de S. Takehisa (1968). Sur la base de la longueur moyenne des chromosomes et de l'identification des constrictions primaires et secondaires, nous avons établi les idiogrammes des deux populations. La terminologie utilisée pour identifier les divers types de chromosomes a été celle de A. Levan, K. Fredga et A. A. Sandberg (1964). Selon ces auteurs, les chromosomes métacentriques sont ceux dont le rapport L/C (bras long sur bras court) varie de 1,0-1,7, les submétacentriques, ceux dont le rapport varie de 1,7-3,0 et les subtélocentriques, ceux dont le rapport varie de 3,0-7,0.

TABLEAU 1

Étude biométrique du caryotype de Lolium multiflorum
(Population de Braşov)

Chromosomes	Longueur absolue en µ		Longueur relative (%)	Rapport des bras L/C			Type du chromosome
	Moyenne	Erreur		Moyenne	Erreur	C/L	
1	5,02	0,99	18,30	1,3	0,06	0,75	M
2	4,70	0,53	17,30	1,3	0,01	0,78	M
3	4,20	0,62	15,45	1,04	0,06	0,87	M
4	4,09	0,50	15,00	1,3	0,06	0,69	M
5	3,56	0,39	13,10	1,3	0,06	0,75	M
6	3,11	0,41	11,40	1,75	0,02	0,56	SM
7	2,58	0,36	9,50	1,91	0,03	0,53	SM

TABLEAU 2

Étude biométrique du caryotype de Lolium perenne
(Population de Banat)

Chromosomes	Longueur absolue en µ		Longueur relative (%)	Rapport des bras L/C			Type du chromosome
	Moyenne	Erreur		Moyenne	Erreur	C/L	
1	5,49	0,57	19,21	1,4	0,24	0,71	M
2	5,02	0,80	17,58	1,4	0,06	0,69	M
3	4,53	0,78	15,84	1,72	0,09	0,58	SM
4	3,97	0,58	13,90	1,5	0,11	0,65	M
5	3,56	0,39	12,45	1,5	0,10	0,63	M
6	3,35	0,64	11,72	1,77	0,08	0,56	SM
7	2,65	0,69	9,30	1,98	0,08	0,56	SM

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les sept chromosomes du stock haploïde de *Lolium perenne*, population de Banat, ont été disposés dans le caryotype par ordre de taille. La longueur moyenne des chromosomes de cette espèce varie entre 5,49 µ et 2,65 µ, et la longueur relative exprimée en pourcentage, varie entre 19,21 et 9,30.

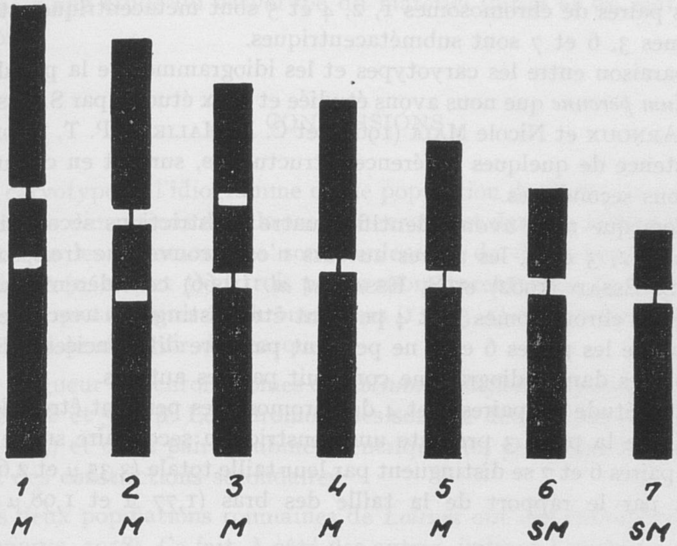


FIG. 3. — *L'idiogramme de Lolium multiflorum*
(Population de Brașov)

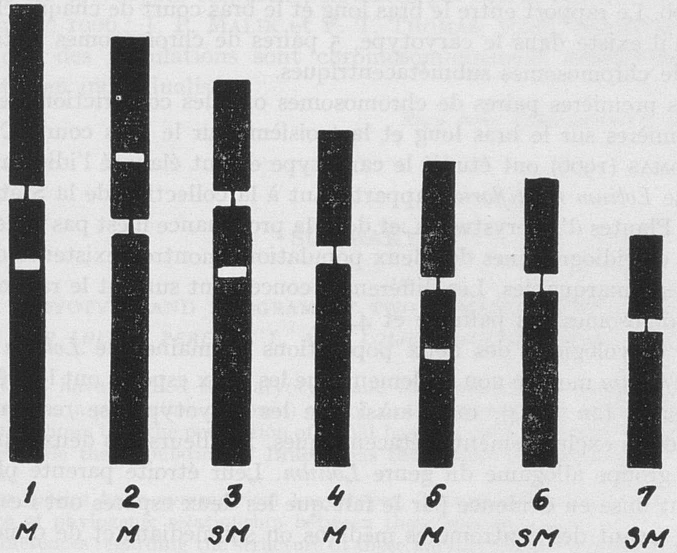


FIG. 4. — *L'idiogramme de Lolium perenne*
(Population de Banat)

En ce qui concerne le stock chromosomique, nous avons identifié quatre constrictions secondaires respectivement placées sur le bras long des chromosomes 1, 3, 5 et sur le bras court du chromosome 2. L'existence de ces constrictions secondaires facilite l'identification des paires de chromosomes. Nous avons pu placer les chromosomes dans les types établis par A. LEVAN *et al.* (1964), par l'établissement du rapport entre le bras long et le bras court de chaque chromosome.

Ainsi, les paires de chromosomes 1, 2, 4 et 5 sont métacentriques et les paires de chromosomes 3, 6 et 7 sont submétacentriques.

La comparaison entre les caryotypes et les idiogrammes de la population roumaine de *Lolium perenne* que nous avons étudiée et ceux étudiés par S. ESSAD (1962), S. ESSAD, J. ARNOUX et Nicole MAIA (1966), et C. P. MALIK et P. T. THOMAS (1966) indique l'existence de quelques différences structurales, surtout en ce qui concerne les constrictions secondaires.

Ainsi, alors que nous avons identifié quatre constrictions secondaires sur les chromosomes 1, 2, 3 et 5, les autres auteurs n'ont trouvé que trois constrictions secondaires. S. ESSAD (1962) et S. ESSAD *et al.* (1966) considèrent par exemple, que les paires de chromosomes 3 et 4 peuvent être distinguées avec quelques difficultés, tandis que les paires 6 et 7 ne peuvent pas être différenciées ; elles ne sont donc pas séparées dans l'idiogramme construit par ces auteurs.

Dans notre étude les paires 3 et 4 de chromosomes peuvent être mieux identifiées, du fait que la paire 3 présente une constriction secondaire sur le bras long. De même les paires 6 et 7 se distinguent par leur taille totale (3,35 μ et 2,65 μ respectivement) et par le rapport de la taille des bras (1,77 μ et 1,98 μ respectivement).

Les chromosomes de *Lolium multiflorum* (population de Braşov), présentent une longueur comprise entre 5,2 μ et 2,58 μ, et la longueur relative varie entre 18,30 et 9, 50 p. 100. Le rapport entre le bras long et le bras court de chaque chromosome a montré qu'il existe dans le caryotype, 5 paires de chromosomes métacentriques et 2 paires de chromosomes submétacentriques.

Les trois premières paires de chromosomes ont des constrictions secondaires : les deux premières sur le bras long et la troisième sur le bras court. C. P. MALIK et P. T. THOMAS (1966) ont étudié le caryotype et ont élaboré l'idiogramme d'une population de *Lolium multiflorum* appartenant à la collection de la Station d'Amélioration des Plantes d'Aberystwyth, et dont la provenance n'est pas citée. L'analyse comparative des idiogrammes des deux populations montre l'existence de certaines ressemblances remarquables. Les différences concernent surtout le rapport entre les bras des chromosomes des paires 2 et 4.

L'étude caryologique des deux populations roumaines de *Lolium perenne* et *Lolium multiflorum* montre non seulement que les deux espèces ont le même nombre de chromosomes ($2n = 14$), mais aussi que les caryotypes se ressemblent, avec des chromosomes exclusivement métacentriques. D'ailleurs, les deux espèces appartiennent au groupe allogame du genre *Lolium*. Leur étroite parenté phylogénique est également mise en évidence par le fait que les deux espèces ont des caryotypes symétriques, ayant des centromères médians ou submédians et de dimensions voisines (C. P. MALIK et P. T. THOMAS, 1966).

G. L. STEBBINS (1958) considère que de tels caryotypes symétriques ont un caractère plus primitif et que leur évolution s'est produite dans le sens du déplacement du centromère et de l'accroissement des différences de taille entre les chromosomes. Une autre conclusion de ce travail est que les deux populations roumaines de *Lolium* présentent certaines particularités de caryotype. Nous considérons pour cette raison, que toute étude sur le caryotype et l'idiogramme de cette espèce doit être accompagnée de données précises sur la population et sa provenance. Nous considérons de même, que tout programme d'amélioration de ces espèces, doit être

accompagné d'une étude du caryotype du matériel initial et du matériel en cours de sélection.

CONCLUSIONS

1. Le caryotype et l'idiogramme d'une population de Banat de *Lolium perenne*, montre que les dimensions des chromosomes varient dans de faibles limites (2,65 et 5,49 μ) et que les chromosomes sont seulement de deux types : quatre paires métacentriques (1, 2, 4 et 5) et trois paires submétacentriques (3, 6, 7). On constate également que quatre paires de chromosomes (1, 2, 3, 5) comportent une constriction secondaire, qui peut servir de marqueur.

2. La longueur des chromosomes de *Lolium multiflorum* (population de Braşov), varie entre 2,58 et 5,02 μ. Les chromosomes sont de deux types : cinq paires métacentriques (1-5) et deux paires submétacentriques (6, 7). Seules les paires 1, 2 et 3 présentent des constrictions secondaires.

3. Les deux populations roumaines de *Lolium* ont des caryotypes symétriques (G. L. STEBBINS, 1958). Ce fait, à côté des autres, indique l'existence d'une parenté phylogénique entre ces espèces. Mais l'existence de quelques différences concernant la structure ces caryotypes respectifs, signalées par divers auteurs (S. ESSAD, 1962 ; S. ESSAD *et al.*, 1966 ; J. P. MALIK et P. T. THOMAS, 1966), constitue un argument prouvant que des populations sont chromosomiquement différentes et que leur génome est bien individualisé.

Reçu pour publication en octobre 1970.

SUMMARY

KARYOTYPE AND IDIOGRAM OF TWO RUMANIAN POPULATIONS OF *LOLIUM PERENNE* L. AND *LOLIUM MULTIFLORUM* LAMK.

The authors have studied the karyotype and idiogram of two Rumanian populations of *Lolium perenne* L. (a population of Banat) and of *Lolium multiflorum* (a population of Braşov). This study shows that the population of Banat has four pairs of chromosomes with secondary constrictions while the population of Braşov has three pairs of chromosomes with secondary constrictions.

The two species have symmetrical karyotypes. This indicates a primitive character and the existence of phylogenic relationship between these species.

Some differences regarding the structure of these karyotypes in comparison with the karyotypes of the other populations of the same species, studied by various authors, have been found too.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BIDAULT M., 1968. Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur *Festuca ovina* L. s. e. dans le S.-E. de la France. *Rev. Cytol. Biol. vég.*, **31**, 217-356.

ESSAD S., 1962. *Étude génétique et cytogénétique des espèces* Lolium perenne *L.*, *Festuca pratensis* HUDS. *et de leurs hybrides.* Inst. nat. de la Rech. agron. Thèse. Sér. A. Orsay nº. 8, 116 p.

ESSAD S., ARNOUX J., MAIA Nicole, 1966. Contrôle de validité des caryogrammes. Application au caryotype de *Lolium perenne* L. *Chromosoma* (BERL.), **20**, 202-220.

ESSAD S., NAJCEVSKA C., 1969. Analyse statistique d'un caryotype de *Festuca pratensis* HUDS. *Ann. Amélior. Plantes*, **19**, 1, 15-22.

LEVAN A., FREDGA K., SANDBERG A. A., 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas*, **52**, 2, 201-221.

MALIK P. C., THOMAS T. P., 1967. Karyotypic studies in some *Lolium* and *Festuca* species. *Caryologia*, **19**, 2, 167-196.

REES H., JONES G. N., 1967. Chromosome evolution in *Lolium*. *Heredity*, **22** (1), 1-18.

STEBBINS G. L., 1958. Longevity, habitat and release of genetic variability in the higher plants. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.*, **23**, 365-378.

TAKÉHISA S., 1968. Heterochromatic segments in *Vicia* revealed by treatment with HCl-acetic acid. *Nature*, vol. **217**, 567-568.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (1), 75-82.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET CYTOLOGIQUE D'UN HYBRIDE AMANDIER × PÊCHER ET DE LA FORME 4*x* INDUITE PAR TRAITEMENT A LA COLCHICINE

G. SALESSES et A. BONNET

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches de Bordeaux, 33 - Pont-de-la-Maye
Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

Un individu composé de deux secteurs, l'un diploïde, l'autre tétraploïde (fig. 1), a été obtenu à la suite du traitement d'un embryon par une solution aqueuse de colchicine à 0,5 p. 100.

L'étude morphologique comparée permet de mettre en évidence des modifications liées à l'état tétraploïde ; elles portent sur :
— la forme (fig. 2) et l'épaisseur du limbe,
— la taille des stomates,
— la taille des grains de pollen.

L'étude cytologique de l'individu tétraploïde permet de montrer que des associations multivalentes peuvent se produire avec une fréquence assez importante chez les espèces du genre *Prunus* malgré une taille très petite des chromosomes (fig. 3).

D'autre part les analyses cytogénétiques réalisées tant sur les hybrides F_1 (Amandier × Pêcher) que sur la F_2 nº 78, au niveau 2*x*, semblent indiquer qu'il n'existe aucune différenciation structurale fondamentale entre les génomes des deux espèces.

Mots clés : *amandier, aneuploïdie, cytomixie, cytologie, hybrides interspécifiques, méïose, pêcher.*

INTRODUCTION

Un précédent mémoire faisait état (SALESSES, 1968) de l'obtention d'un individu tétraploïde, par traitement à la colchicine, d'embryons issus de la fécondation libre d'un hybride F_1 (Amandier × Pêcher).

Dans une deuxième série de traitements, un autre individu plus intéressant a été repéré : il présente un état tétraploïde complet à sa partie supérieure, deux branches diploïdes subsistant à la base du tronc.

Le présent mémoire résume les observations réalisées sur les parties $4x$ et $2x$ afin d'étudier les modifications morphologiques ou physiologiques liées à l'état tétraploïde, d'une part, les relations chromosomiques entre génomes du Pêcher et de l'Amandier d'autre part.

I. — MÉTHODES ET TECHNIQUES

A. — *Obtention des individus tétraploïdes*

Le premier individu tétraploïde (nº 185, $4x$) avait été obtenu par traitement d'un embryon sur papier filtre imbibé d'une solution aqueuse de colchicine à 1 p. 100, pendant 24 heures.

Le deuxième individu, objet de cette étude (arbre nº 78, chimère $4x/2x$) résulte du traitement d'un embryon de même origine (fruit récolté en fécondation libre sur un arbre F_1 (Amandier × Pêcher)), par une solution aqueuse de colchicine à 0,5 p. 100, apportée sur très jeune apex, à raison de cinq gouttes par jour, trois fois, à un jour d'intervalle. Sa morphologie est de type Pêcher × Amandier.

Après un an de culture en pépinière, des dénombrements chromosomiques sur pointe de jeunes racines, issues de boutures herbacées prélevées sur l'ensemble de l'arbre, révélèrent l'existence de boutures à racines diploïdes ($2n = 16$) et de boutures à racines tétraploïdes ($2n = 32$).

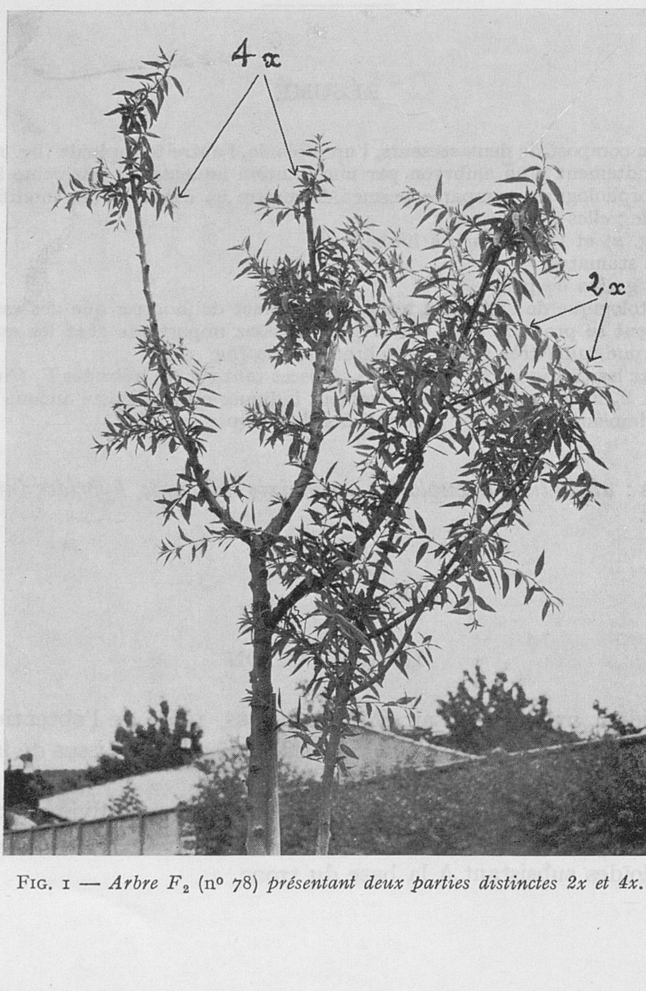


FIG. 1 — *Arbre F_2 (nº 78) présentant deux parties distinctes 2x et 4x.*

L'hiver suivant, une étude préliminaire du comportement méiotique, réalisée sur cellules mères de grains de pollen, nous a permis de constater que l'arbre se composait de deux parties bien distinctes $2x$ et $4x$ (fig. 1) qui ont été individualisées et multipliées par greffage.

B. — *Étude des caractères morphologiques*

Les mensurations concernant le limbe foliaire sont réalisées à partir d'empreintes héliogravées.

L'étude de la taille des stomates est conduite à partir de fragments de limbe prélevés de façon identique pour chaque individu (dans la zone la plus large du limbe et à la même distance de la nervure principale) puis traités à l'alcool 70°, puis à l'acide lactique à 90 p. 100 bouillants, jusqu'à obtention d'une transparence des tissus permettant une observation microscopique et une mensuration à l'aide d'un micromètre oculaire.

L'étude de la constitution des grains de pollen est effectuée après coloration par le carmin acétique ; leur mensuration est exécutée à l'aide d'un micromètre oculaire.

C. — *Études chromosomiques*

Une coloration par le réactif de SCHIFF suivie d'une macération dans une solution de pectinase à 10 p. 100 permet des dénombrements sur pointe de jeunes racines.

L'étude du comportement méiotique dans les cellules mères de grains de pollen en métaphase I fait appel à une technique caractérisée par une double fixation dans le mélange de Carnoy (6 : 3 : 1) à froid, puis à chaud et une coloration prolongée dans le carmin de Belling.

Les étapes successives de ces deux techniques sont décrites en détail dans un précédent article (SALESSES, 1970).

II. — CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

Les parties $2x$ et $4x$ se distinguent morphologiquement de façon très nette surtout au départ de la végétation : les branches tétraploïdes présentent des pousses feuillées à entre-nœuds légèrement plus courts, des feuilles plus larges, à limbe plus épais et d'un vert plus foncé.

Toutefois la vigueur des individus $2x$ et $4x$, greffés sur le même porte-greffe GF 305 (lignée de pêcher), est sensiblement la même et très comparable à celle des deux hybrides F_1 (Amandier × Pêcher) GF 557 et GF 677 actuellement commercialisés comme porte-greffes du Pêcher.

Le tableau 1 groupe les résultats des mensurations en ce qui concerne la forme du limbe foliaire, la taille des stomates et des grains de pollen.

TABLEAU 1

Caractères morphologiques des individus 2x et 4x

	Limbe foliaire rapport moyen longueur/largeur maximale	Stomates longueur moyenne en microns	Pollen diamètre moyen en microns
Nombre d'observations pour chaque individu	30	100	100
F_2 78 ($2x$)	3,56	34,09	53,98
F_2 78 ($4x$)	2,97	37,22	62,91
Comparaison des moyennes { t calculé	8,80	10,78	12,40
Comparaison des moyennes { t 0,01	2,66	2,58	2,58

Cette étude est réalisée sur l'arbre originel présentant les deux parties $2x$ et $4x$. Les faits essentiels sont les suivants :

A. — *Limbe foliaire*

Le limbe foliaire est nettement plus épais chez l'individu $4x$. Sa forme est différente, comme le met en évidence l'étude du rapport longueur/largeur maximale. La feuille est plus effilée chez l'individu $2x$ (fig. 2).

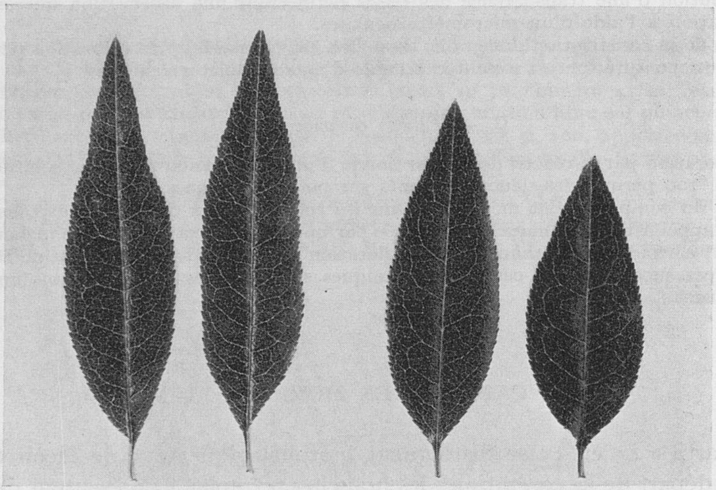


FIG. 2 — *Feuilles des parties 2x et 4x de l'hybride* F_2 (n° 78)
à gauche : $2x$
à droite : $4x$

B. — *Stomates*

La mensuration des stomates a été effectuée sur plusieurs feuilles pour chaque individu sur des lambeaux localisés identiquement dans le limbe. Comme l'indique le tableau 1, les stomates sont significativement plus longs chez l'individu $4x$.

C. — *Pollen*

Le diamètre moyen des grains de pollen est significativement plus grand chez l'individu tétraploïde.

III. — COMPORTEMENT MÉIOTIQUE

A. — *Résultats*

Le tableau 2 groupe les principaux résultats relatifs au comportement méiotique des deux parties $2x$ et $4x$ de la F_2 n° 78. En outre, il fait état, à titre comparatif, d'observations concernant le premier tétraploïde obtenu (F_2 n° 185) et un hybride F_1 artificiel (Amandier × Pêcher), GF 677.

TABLEAU 2

Comportements méiotiques

	2*n*	Nbre cell. anal.	I			II *d*			II *a*			III			III + I			IV			*p* *	lca *	Fertilité pollinique (en %)
			Ext.	M	Chr. (%)	Ext.	M	Chr. (%)	Ext.	M	Chr. (%)	Ext.	M	Chr. (%)	Ext.	M	Chr. (%)	Ext.	M	Chr. (%)			
GF 677	16	82	0-2	0,21	1,37	6-8	7,58	94,81	0-2	0,30	3,81										0,98	0,51	88
F_2 185 (4 *x*)	32	43	0-4	0,69	2,18	3-15	9,39	58,72	0-7	1,34	8,43	0-3	0,04	0,43	0-1	0,07	0,87	0-6	2,34	29,36	0,97	0,59	72
F_2 78 (2 *x*)	16	54	0-2	0,26	1,62	5-8	6,96	87,03	0-3	0,90	11,34										0,98	0,55	91
F_2 78 (4 *x*)	32	79	0-4	0,50	1,58	3-15	10,72	67,01	0-4	1,22	7,67	0-2	0,11	1,06	0-2	0,25	3,16	0-6	1,54	19,30	0,97	0,62	74

* *p* = probabilité d'association des chromosomes.
* lca = nombre de liaisons par chromosome associé.

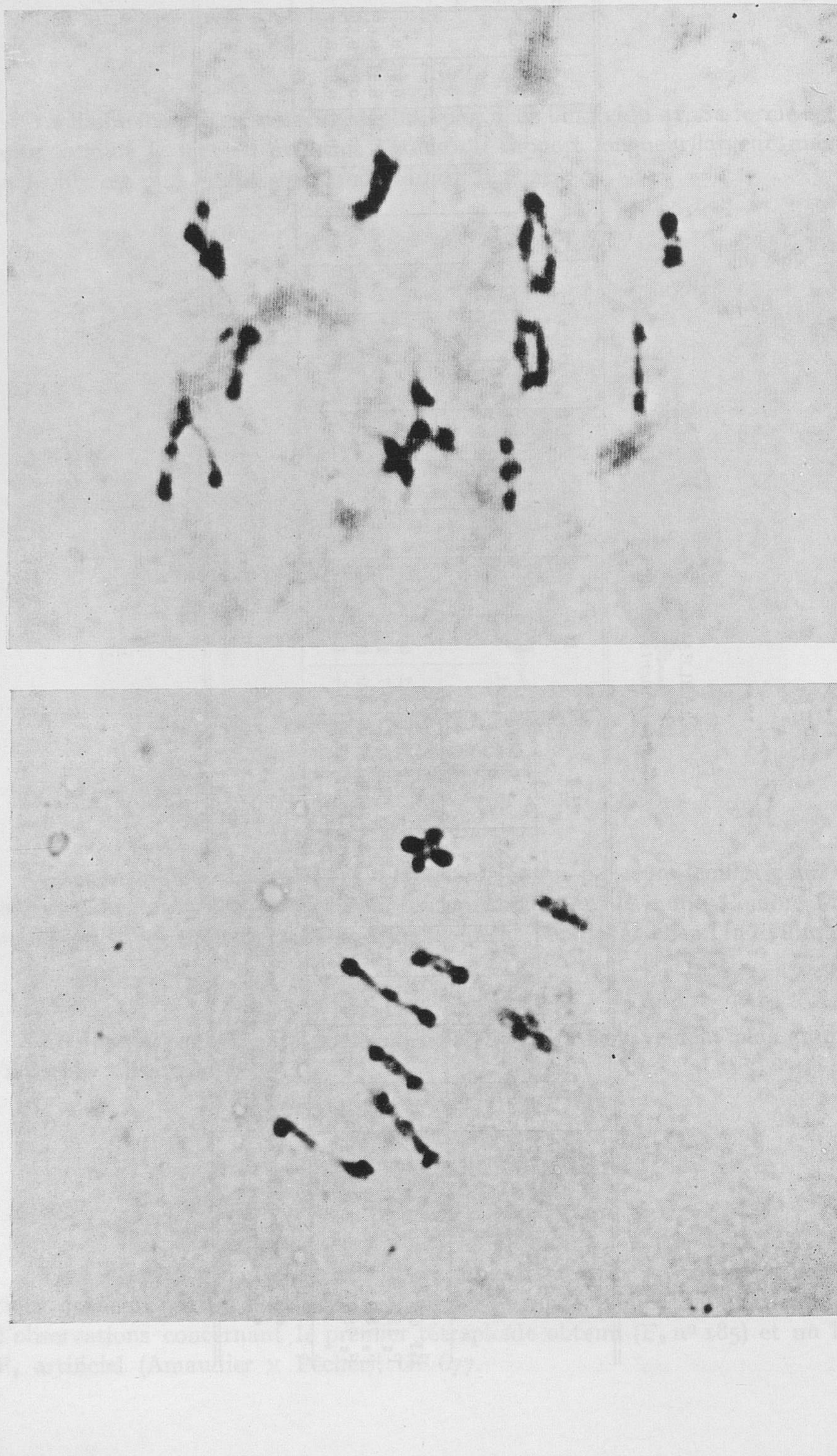


FIG. 3 — *Meiose : métaphase I* (× 2500)
à gauche : F_2 (nº 78) $2x$: 8 II droits.
à droite : F_2 (nº 78) $4x$: 5 IV, 6II.

Quelques points importants peuvent être dégagés :

Au niveau $2x$, l'individu F_2 n° 78 présente un comportement diploïde typique (98 p. 100 des chromosomes associés sous forme de bivalents).

Aucune anomalie méiotique n'a été notée.

Au niveau $4x$, la F_2 n° 78 est caractérisée par la formation non négligeable de tétravalents (20 p. 100 environ des chromosomes ainsi associés) ; mais celle-ci est très fluctuante (de 0 à 6 IV par cellule). Le comportement est identique à celui du tétraploïde F_2 n° 185.

La disjonction des bivalents en anaphase I n'est pas toujours exactement synchrone (disjonction anticipée ou retardée suivant les cas). Les bivalents légèrement retardataires se disjoignent cependant normalement : nous n'avons noté ni dissymétrie en télophase I ni pont anaphasique. Aucune anomalie plus importante n'a été observée.

B. — *Discussion*

Nous devons avant tout remarquer que l'origine génétique exacte de l'individu F_2 n° 78 n'est pas connue : seul l'est le parent femelle (F_1 Amandier × Pêcher), le parent mâle pouvant être, d'après la localisation en verger, soit un Pêcher, soit un autre Pêcher × Amandier, sans exclure totalement la possibilité d'une autofécondation.

L'individu F_2 (n° 78), $2x$, a un comportement méiotique très régulier et identique à celui de l'hybride F_1 (Amandier × Pêcher) GF 677 ; cette identité dans les comportements méiotiques est renforcée par des fertilités polliniques très comparables (88 et 91 p. 100 de pollen bien constitué). Ceci nous permet de conclure qu'une forte homologie existe entre les chromosomes des deux espèces.

Les fertilités polliniques des hybrides F_1 ou F_2 (Amandier × Pêcher) étant identiques à celles observées chez les deux espèces et aucune différence de structure n'ayant été mise en évidence au cours des analyses chromosomiques, aussi bien chez les F_1 ou F_2 ($2x$) que chez la F_1 ($4x$), nous pouvons penser qu'il n'existe aucune différenciation structurale majeure entre les génomes des deux espèces *P. persica* et *P. amygdalus* ; ceci ne saurait constituer, dans l'état actuel de nos travaux, qu'une hypothèse de travail. Dans cette éventualité, la diversification ayant conduit à ces deux espèces, à partir d'un ancêtre commun, résulterait uniquement de l'accumulation de mutations géniques.

Chez la F_2 (n° 78), $4x$, qui, dès lors, peut être considérée comme une forme autotétraploïde, la présence non négligeable de tétravalents (22 p. 100 de chromosomes associés sous forme de tétravalents potentiels) confirme les relations d'homologie constatées au niveau diploïde.

D'autre part cette analyse cytogénétique de la forme $4x$ montre que des associations multivalentes, en particulier tétravalentes, chez les espèces du genre *Prunus*, à chromosomes courts, peuvent être assez fréquentes quand un génome existe à l'état quadruple, puisque l'on note dans certaines cellules jusqu'à six tétravalents.

Nous devons aussi souligner que la réduction du paramètre p consécutive au doublement chromosomique est très faible (0,01).

Si l'on compare enfin les fertilités polliniques au niveau $2x$ et $4x$ on note une diminution de celle-ci d'environ 18 p. 100 chez le tétraploïde. La fertilité étant bonne chez la F_2 (n° 78), $2x$, la différenciation des deux génomes confrontés sem-

blant sinon nulle du moins extrêmement faible, cette baisse peut être imputable à une stérilité chromosomique (disjonction non symétrique de certains tétravalents indéterminés et de quelques trivalents).

CONCLUSION

L'analyse cytogénétique des deux parties $2x$ et $4x$ de la F_2 (nº 78) et d'hybrides F_1 (Pêcher × Amandier) montre qu'il n'existe pas de différences structurales importantes entre les génomes de ces deux espèces.

Par ailleurs, l'étude comparative des deux secteurs $2x$ et $4x$, de génotypes absolument identiques, a permis de mettre en évidence :

— la possibilité de formation d'associations multivalentes chez les espèces du genre *Prunus*, à chromosomes très petits.

— des modifications morphologiques liées à l'état tétraploïde pouvant servir de critère pour la recherche d'individus polyploïdes.

Il faut souligner en outre que la production de tels hybrides $4x$ pourrait déboucher sur la création de nouveaux porte-greffes tant au niveau tétra- qu'au niveau triploïde ; ce domaine reste inconnu et inexploité, tant pour l'espèce Pêcher que pour les hybrides Amandier × Pêcher.

Reçu pour publication en octobre 1970.

SUMMARY

MORPHOLOGICAL AND CYTOLOGICAL STUDY OF AN ALMOND × PEACH HYBRID AND OF THE 4X FORM INDUCED BY COLCHICINE TREATMENT

A plant having two parts, one diploid and the other tetraploid (fig. 1) was obtained by treating an embryo with 0,5 p. 100 aqueous solution of colchicine.

As a result of a comparative study, morphological modifications because of tetraploid nature were noticed, which are :

— the form (fig. 2) and the thickness of the leaf blade.
— the stomata size.
— the pollen grain size.

Cytological studies of the tetraploid part enables to show that multivalent pairing may be produced with an important frequency in the species of genus *Prunus*, in spite of very small size of their chromosomes (fig. 3).

Moreover the cytogenetic analysis done on hybrid F_1 (Almond × Peach) and on the F_2, nº 78, at level $2x$, seems to indicate that there is no fundamental structural differentiation between the genones of the two species.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ESSAD S., 1957. La polyploïdie et ses aspects évolutifs en relation avec l'amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, **7** (2), 199-226.

SALESSES G., 1968. Note sur un Pêcher × Amandier tétraploïde obtenu par traitement à la colchicine *Ann. Amélior. Plantes*, **18** (3), 303-306.

SALESSES G., 1970. Études cytologiques chez les *Prunus*. I. Espèces de la section *Euprunus*. *Ann. Amélior. Plantes*, **20** (4), 469-483.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (1), 83-85.

MISE EN ÉVIDENCE D'UN SECOND GÈNE DE RÉSISTANCE TOTALE A L'ANTHRACNOSE CHEZ LE HARICOT

H. BANNEROT, M. DERIEUX et G. FOUILLOUX

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles
Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

Des croisements ont été réalisés entre deux lignées de Haricot du Mexique, résistantes à toutes les races d'Anthracnose connues à Versailles, et un descendant du haricot *Cornell 49242*, également résistant.

L'étude des descendances de ces croisements après infection par un mélange de races physiologiques d'Anthracnose, montre que des gènes différents sont responsables de la résistance des lignées *Cornell* et des lignées *Mexique*.

Mots clés : *anthracnose, haricot, résistance aux maladies.*

INTRODUCTION

Dans une étude précédente (BANNEROT, 1965), cinq lignées de haricots résistantes à toutes les races physiologiques d'Anthracnose (*Colletotrichum lindemuthianum* SACC. et MAGN. (BRI. et CAV.)) connues à Versailles ont été décrites : *Cornell 49242* (Cornell University, New York, U. S. A.), *Mexique 175*, *Mex. 177*, *Mex. 222* et *Mex. 227* (Instituto de Investigaciones agricolas, Mexico, Mexique).

Parmi celles-ci, *Cornell 49242* avait déjà été signalée par HÜBBELING en 1957 ; elle a été utilisée pour la première fois en croisement par MASTENBROEK, qui a étudié à cette occasion l'hérédité de la résistance (1960). Celle-ci s'est révélée monofactorielle dominante et, à l'heure actuelle, de nombreux sélectionneurs européens l'utilisent dans leurs programmes d'amélioration.

Les cinq lignées *Cornell 49242*, *Mex. 175*, *Mex. 177*, *Mex. 222*, *Mex. 227* ont été infectées par une série de souches d'Anthracnose nouvellement isolées (CHARRIER et BANNEROT, 1970).

Deux souches (14 et 51) se sont révélées capables d'attaquer *Mex. 175* et *Mex. 177* ; par contre, *Cornell 49242*, *Mex. 222* et *Mex. 227* se sont avérés résistants.

MÉTHODES

Les deux lignées *Mex. 227* et *Mex. 222* ont été croisées respectivement avec *Bush Blue Lake* sensible à toutes les races et *Maxidor* portant la résistance de *Cornell 49242*. Les haricots mexicains ont dû être artificiellement soumis à une photopériode de 12 heures afin de les faire fleurir.

Malheureusement, le croisement entre les deux lignées mexicaines n'a pas réussi.

Les F_2 de ces quatre croisements ont été infectées par un mélange des races les plus agressives de la collection.

La notation n'a pas posé beaucoup de problème, les plantes sensibles étant littéralement liquéfiées. Pourtant, les individus résistants issus des croisements avec *Mex. 222* et surtout *Mex. 227* portent quelquefois des petites taches comme les parents, contrairement à *Cornell 49242*.

RÉSULTATS

Ségrégation chez les descendants F_2 des croisements avec une lignée sensible

	Résistants	Sensibles	$\chi^2_{3:1}$	Probabilité
BBL (1) × *Mex. 222*	336	100	1,08	$0,10 < P < 0,30$
BBL × *Mex. 227*	385	159	5,2	$0,02 < P < 0,05$
Total	721	259	1,07	$P \simeq 0,30$

(1) *BBL = Bush Blue Lake.*

La résistance peut être considérée comme monogénique dominante, malgré une légère déviation dans les croisements avec *Mex. 227* sans doute légèrement sensible.

Ségrégation chez les descendants F_2 des croisements avec une lignée portant la résistance de Cornell

	Résistants	Sensibles	$\chi^2_{15:1}$	Probabilité
Mex. 222 × *Maxidor*	423	33	0,76	$0,30 < P < 0,50$
Mex. 227 × *Maxidor*	232	15	0,016	$P \simeq 0,90$
Total	655	48	0,50	$P \simeq 0,50$

L'apparition de plantes sensibles dans la proportion de 1/16 prouve que le gène responsable de la résistance de chaque lignée du Mexique est différent du gène de résistance issu de *Cornell 49242* ; une étude supplémentaire devra être faite pour vérifier que les deux lignées mexicaines portent le même gène, comme on peut le supposer en raison de leur origine commune.

Reçu pour publication en juillet 1970.

SUMMARY

DISPLAYING A SECOND GENE FOR COMPLETE RESISTANCE TO ANTHRACNOSE IN BEAN

The resistance to Anthracnose of two bean lines from Mexico : *Mex. 222* and *Mex. 227*, is determined by a single dominant gene, which is different from the *Cornell* one.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BANNEROT H., 1965. Résultats de l'infection d'une collection de Haricots par six races physiologiques d'Anthracnose. *Ann. Amélior. Plantes*, **15** (2), 201-222.

BANNEROT H., Roselyne RICHTER, 1968. Étude de la descendance de deux croisements de Haricot pour leur résistance à différentes races physiologiques d'Anthracnose. *Ann. Amélior. Plantes*, **18** (2), 171-179.

CHARRIER A., BANNEROT H., 1970. Contribution à l'étude des races physiologiques de l'Anthracnose du Haricot. *Ann. Phytopathol.*, **2**, 3, 489-506.

HÜBBELING N., 1957. New aspects of breeding for disease resistance in beans. *Euphytica*, **6**, 111-141.

MASTENBROEK C., 1969. A breeding programm for resistance to anthracnose in dry shell haricot beans based on a new gene. *Euphytica*, **9**, 177-184.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (1), 87-91.

NOTE TECHNIQUE

NOUVELLES POSSIBILITÉS DE DIFFÉRENCIATION DES VARIÉTÉS D'AVOINE A L'AIDE D'APPLICATIONS NORMALISÉES DE TOXAPHÈNE

Y. BOUCHET et Madina ILAMI

Station nationale d'Essais de Semences,
Groupe des Laboratoires et Services de la Minière
Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

Les essais réalisés permettent de conclure à la possibilité d'utiliser la réaction au Toxaphène, signalée par GARDENHIRE et DANIEL, pour différencier les variétés d'avoines, *Avena sativa* L., au stade plantule.

Les conditions d'application de la méthode mise au point sont les suivantes :

— Modalités de traitement : pulvérisation de solution sur les feuilles.
— Stade des plantules lors de la première pulvérisation : 1,5 à 2 feuilles.
— Concentration de la solution : 0,75 p. 100 de matière active.
— Volume de chaque application : 10 ml par terrine, c'est-à-dire environ 100 ml par m².
— Nombre d'applications : 2 pulvérisations, séparées par un intervalle de 24 heures.

Observation des résultats : 4 à 5 jours après la première application.

Les cultivars peuvent ainsi être subdivisés en trois groupes : Résistants — qui ne réagissent pas au Toxaphène. Peu sensibles — qui réagissent assez faiblement. Très sensibles — qui réagissent fortement par des brûlures ou des chloroses des tissus foliaires atteints.

Mots clés : *avoine, identification de variétés, toxaphène.*

INTRODUCTION

A l'issue du traitement d'une « pépinière » d'avoines contre les larves de noctuelles à l'aide du Toxaphène, les agronomes de la Station de Recherche de l'Université agricole du Texas, à Denton, ont observé, en 1964, l'existence de différences variétales de réaction vis-à-vis de cet insecticide.

La « sensibilité » au Toxaphène se manifestait par une décoloration et souvent par la mort des tissus foliaires atteints ; la « résistance » se caractérisait par l'absence de symptômes.

Les Américains GARDENHIRE et DANIEL ont ensuite démontré que :

1. le produit actif est bien le Toxaphène et non le solvant qui l'accompagne dans les formulations commerciales.
2. La transmission héréditaire du caractère est commandée par un seul couple de gènes majeurs, la sensibilité étant conditionnée par l'allèle dominant.

Partant de ces données, il a paru séduisant de tenter la mise au point d'un test « Toxaphène », analogue au test « DDT » des orges, pour le contrôle précoce de la pureté et de l'identité variétales des avoines *Avena sativa* L. inscrites au Catalogue officiel des Espèces et Variétés cultivées en France.

Les essais préliminaires ayant confirmé l'intérêt du caractère « résistance au Toxaphène » nous avons étudié l'influence de divers facteurs en vue de définir une méthode d'analyse normalisée.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Produit

Rhodiaphène liquide contenant 750 grammes de Toxaphène (¹) par litre.

Conditions de milieu

— *Serre*, sans éclairage artificiel d'appoint et en période hivernale (jours de 10 heures), température maintenue au-dessus de 15°C.
— *Terrines* de 30 × 30 × 7 cm en matière plastique noire.
— *Substrat* : mélange d'une partie de terreau pour quatre parties de terre franche et deux parties de sable.

Méthode de traitement

Pulvérisation de solution à concentration contrôlée sur les plantules, à l'aide d'un atomiseur de laboratoire.

Dispositif

Huit variétés d'avoine par terrine à raison de deux répétitions d'une ligne de 20 graines par variété, chaque traitement étant répété deux fois.

FACTEURS ÉTUDIÉS ET RÉSULTATS

A. — *Influence du stade de la plante*

L'objectif étant la mise au point d'un test aussi précoce que possible, seuls les stades 1-1,5 feuilles (²), 1,5-2 feuilles et 2,5-3 feuilles ont été expérimentés.

Aucune différence n'a été enregistrée entre les résultats des traitements effectués aux différents stades.

Le stade 1,5-2 feuilles a toutefois été retenu pour des raisons pratiques : il permet de tester en même temps, et dans des délais assez brefs, les plantules dont la levée a été lente et celles dont la levée a été normale.

B. — *Influence de la concentration de la solution*

Elle a été étudiée au stade 1,5-2 feuilles, à raison de deux applications d'un volume constant de 10 ml chacune à 24 heures d'intervalle, pour les concentrations suivantes : 24, 12, 6, 3, 1,5 0,75, 0,38, 0,19 et 0,09 p. 100 de matière active.

Les concentrations 1,5, 0,75 et 0,38 p. 100 de m. a. ont donné les meilleurs résultats sans présenter entre elles de différences très notables. Elles permettent de subdiviser les différentes variétés d'une manière aisée et sûre.

Les concentrations supérieures à 1,5 p. 100 provoquent, chez les variétés « résistantes », des chloroses d'autant plus régulières et intenses que la concentration est plus élevée. Il y a cependant lieu de signaler les degrés suivants dans la « résistance » des cultivars :

(¹) Insecticide organo-halogéné.
(²) La longueur de la feuille d'ordre *n* est définie proportionnellement à la longueur de la feuille d'ordre *n* — 1.

— Très résistant : ne manifeste aucun symptôme jusqu'à la concentration 12 p. 100 ; ex. : *Peniarth.*

— Résistant : ne manifeste aucun symptôme jusqu'à la concentration 8 p. 100 ; ex. : *Borrus.*

— Assez résistant : ne manifeste aucun symptôme jusqu'à la concentration 4 p. 100 ; ex. : *Audax.*

Les concentrations inférieures à 0,38 p. 100 marquent d'autant moins nettement et régulièrement les variétés « sensibles » que la concentration est moins élevée. La variété *Blancheneige* se caractérise néanmoins par le fait qu'elle réagit déjà très visiblement à la concentration 0,19 p. 100.

C. — *Influence de la quantité de solution employée*

Les volumes 6 ml et 10 ml par terrine ont été expérimentés, au stade 1,5-2 feuilles et aux concentrations de matière active suivantes : 1,5, 0,75, 0,38, 0,19, 0,09 p. 100.

Les traitements effectués à raison de 10 ml par terrine ont donné, quelle que soit la concentration, des résultats plus faciles à interpréter que ceux qui ont été réalisés à raison de 6 ml par terrine.

La réaction moyenne des cultivars était la même dans les deux cas, mais la régularité des symptômes, chez les variétés sensibles, était meilleure lors des traitements à 10 ml ; cela doit provenir du fait que les plantules étaient alors mieux mouillées. Il ne semble cependant pas utile d'envisager l'application d'un volume plus important car 10 ml constituent la limite de ruissellement dans les conditions des essais. On pourrait même craindre qu'un volume plus grand conduise, par contamination du substrat, à des effets secondaires incontrôlables.

D. — *Influence du nombre d'applications*

L'étude de 1, 2 et 3 applications consécutives à 24 heures d'intervalle a été effectuée pour les doses 1,5 et 0,75 p. 100 de matière active appliquées au stade 1,5-2 feuilles.

Les traitements réalisés en une seule application ont permis de différencier les variétés, mais avec moins de facilité et de sécurité que les traitements effectués en deux applications de même concentration. La seconde application, en accentuant les différences variétales a aussi amélioré les possibilités de différenciation.

Le traitement avec trois applications n'a rien apporté, par rapport au précédent, pour la concentration de 0,75 p. 100 de matière active ; en revanche, à la concentration de 1,5 p. 100, il a hâté d'environ 2 jours l'apparition des chloroses chez les variétés « résistantes » ce qui constitue un effet indésirable.

E. — *Observation des réactions variétales*

Le comportement des cultivars a été noté quotidiennement à partir de la première application du produit.

Les variétés résistantes sont restées parfaitement indemnes pendant les huit premiers jours suivant le premier traitement. Une légère chlorose des pointes de 1re et 2e feuilles est ensuite apparue, plus ou moins vite selon la variété ; elle ne s'est jamais étendue au-delà des pointes de ces deux feuilles.

Les variétés sensibles n'ont pas toutes réagi de la même façon ni avec la même rapidité. La « sensibilité » s'est manifestée soit par :

— une chlorose marquée de la 1re feuille : ex. : *Pendrum ;*

— un flétrissement de la 1re feuille : ex. : *Blancheneige ;*

— des taches brunes accompagnées de faibles chloroses : ex. : *Pluie d'Or II.*

Les symptômes sont apparus d'une manière très caractéristique chez *Blancheneige* dès le 3e jour suivant la première pulvérisation, alors qu'une extériorisation aussi nette n'est apparue qu'à partir du 4e, voire du 5e jour, chez les autres cultivars. Les symptômes ont ensuite évolué rapidement pour aboutir à la destruction de la 1re feuille et d'une partie de la seconde feuille

vers le 9e jour. Au-delà de ce dernier, les particularités variétales étaient un peu estompées et la 3e feuille, normalement développée était indemne.

Les observations effectuées les 4e et 5e jours après le premier traitement se sont avérées être les plus précises et les plus sûres, elles ont permis de subdiviser les variétés en trois classes :

— résistantes : parfaitement indemnes ;

— peu sensibles : taches brunes et (ou) faible chlorose sur le 1/3 supérieur de la première feuille ;

— très sensibles : chlorose ou (et) brûlure de toute la première feuille.

Les niveaux de sensibilité paraissent d'ailleurs beaucoup plus nombreux, ce qui peut s'expliquer par l'existence de gènes modificateurs dont l'action s'ajouterait à celle du gène majeur ; ces différences ne pourraient cependant être valablement utilisées que si l'on disposait d'installations et de matériel spécialisé à cet effet.

Méthode d'analyse normalisée.

Compte tenu des résultats indiqués précédemment la méthode retenue est la suivante :

— température : égale ou légèrement supérieure à 15°C ;

— éclairage : naturel dans une serre en hiver ;

— substrat : terre franche, sable et terreau mélangés dans les proportions respectives suivantes : 4, 2, 1 ;

— stade de traitement : 1,5-2 feuilles (soit environ 13 jours après le semis) ;

— concentration de la solution : 0,75 p. 100 de matière active ;

— nombre d'applications : 2 pulvérisations à 24 heures d'intervalle ;

— volume de chaque application : 10 ml par terrine (soit 100 ml par m²).

Observation des résultats : 4 à 5 jours après la première application (à l'exception de la variété *Blancheneige* qui peut être notée dès le 3e jour).

L'ensemble des variétés inscrites au Catalogue officiel des Espèces et Variétés cultivées en France a été soumis à la méthode qui vient d'être décrite.

Le classement obtenu est présenté dans le tableau suivant :

Variétés résistantes	Variétés sensibles	
	Peu sensibles	Très sensibles
Arabelle	*Ariane*	*Blanche de Wattines*
Audax (1)	*Astor*	*Blancheneige*
Borrus	*Blanchette*	*Condor*
Flamingskrone	*Caravelle*	*Flamande*
Noire de Moyencourt	*Nappe d'argent*	*Flamo*
Nuprime	*Pendek*	*Gelinotte*
Peniarth	*Selma*	*Pendrum*
	Vigor	*Phœnix*
		Pluie d'or II
		Soleil II
		Starblonde
		Vega
		Grise inv. d'hiver Lafite
		Av. d'hiver du prieuré

(1) Il y a cependant lieu de noter que le test effectué sur un échantillon différent de celui qui a servi à l'étude, a donné un classement en « peu sensible ».

CONCLUSION

Les résultats obtenus permettent de conclure que la classification des avoines en trois groupes, « résistant », « peu sensible » et « très sensible », à l'aide du « test Toxaphène » est aussi facile que la classification des orges à l'aide du « test DDT ». Ce nouveau critère peut, par conséquent, contribuer à l'identification variétale au stade plantule des cultivars français.

De plus, on peut envisager une classification plus poussée en fonction des différences d'intensité de réaction et de nature des symptômes présentés par les variétés sensibles, ce qui permettrait d'accroître le pouvoir discriminant du test.

Reçu pour publication en décembre 1970.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos sincères remerciements à nos collègues du Laboratoire de Contrôle variétal de l'I. T. C. F. et du Service d'Étude des Variétés de l'I. N. R. A. qui nous ont aimablement fourni les échantillons nécessaires à cette expérimentation.

SUMMARY

NEW POSSIBILITIES FOR THE DIFFERENCIATION OF OATS VARIETIES THROUGH STANDARDIZED APPLICATIONS OF TOXAPHENE

The tests effected led to the conclusion that the reaction to toxaphene, as noted by GARDENSHIRE and DANIEL, could be utilized to differentiate oats varieties, *Avena sativa* L. at seedling stage.

The indications for the use of this method are the following :

— Type of treatment : spraying of the solution on the leaves.
— Stage of the seedlings at the first spraying : 1,5 to 2 leaves.
— Concentration of the solution : 0,75 p. 100 active substance.
— Amount utilized for each spraying : 10 ml per seed-pan, that is about 100 ml/m².
— Number of applications : 2 sprayings with a 24 hours interval between them.

The results are observed 4 to 5 days after the first application.

Accordingly, cultivars can be divided into three groups :

— Resistant : no reaction to toxaphene.
— Weahly susceptible : weak reaction.
— Highly susceptible : strong reaction to toxaphene, burnings and chlorotic spots appear on the treated : leaf-tissues.

RÉFÉRENCE BIBLIOGRAPHIQUE

GARDENHIRE J. H., MCDANIEL M. E., 1970. Inheritance of reaction to Toxaphene in oats. *Crop Sci.*, **10**, 3, 299 (1970).

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (1), 93-95.

CHRONIQUES DES LIVRES

GENERMONT (J.). — RECUEIL D'EXERCICES DE GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS AVEC RAPPEL DES DÉFINITIONS ET NOTIONS FONDAMENTALES. — Masson et Cie, Paris, 144 p., 1970.

Un titre sans prétention, une composition très classique : chacun des chapitres, précédé d'un rappel et d'une analyse succincte des lois essentielles, contient les énoncés d'exercices, alors qu'une deuxième partie en développe les solutions, une progression très rationnelle des sujets abordés : structure des populations, systèmes de croisements, effets de la sélection et des mutations, le volume même de l'ouvrage (150 pages), autant de traits qui sont une leçon et qui dépeignent bien la valeur du travail réalisé. A une époque où l'on aime les titres à sensation et les expressions percutantes, J. GENERMONT a réussi, après de patientes années de travail à rendre accessible, avec le vocabulaire le plus simple et en utilisant les mathématiques de tout le monde, une discipline biologique considérée comme aride et insaisissable.

Pourtant, il ne faudrait pas croire que la remarquable clarté de ce livre en fasse un manuel élémentaire et simpliste. Des aspects aussi complexes que les écarts à la panmixie, les homogamies et la consanguinité n'y sont pas négligés, pas plus que l'analyse des effets combinés des mutations et de la sélection.

Par une imperceptible progression dans le niveau des exercices et par une minutieuse mise au point dans la rédaction des solutions, ce livre permet d'offrir, pour la première fois, à tous ceux qui veulent aborder ce domaine, une voie d'accès claire et directe.

Y. DEMARLY.

JOHN (B.), LEWIS (K. R.). — THE CHROMOSOME CYCLE. *Protoplasmatologie.* — VI B, 125 p., 45 fig., Springer-Verlag (Vienne), 1969.

L'étude du cycle chromosomique repose sur l'emploi d'un grand nombre de techniques cytologiques, génétiques, biochimiques et biophysiques étroitement imbriquées qui ont permis en quelques années de lever une partie du voile qui recouvre encore les modalités de fonctionnement du chromosome. Et c'est l'ensemble des connaissances acquises dans ce domaine que les auteurs se sont attachés à mettre en lumière dans ce petit ouvrage abondamment illustré et bien présenté.

Ne pouvant pas réaliser une synthèse générale du sujet en raison de l'évolution extrêmement rapide des connaissances qui s'y rapportent, JOHN et LEWIS ont pris le parti de développer chacun des chapitres en juxtaposant, logiquement dans la mesure du possible, les résultats des travaux les plus significatifs. Il en résulte que cet ouvrage n'a pas le caractère léché de la plupart des traités scientifiques : le sujet s'en dégage par petites touches, comme une mosaïque qu'on tenterait de reconstituer par les fragments qu'on possède. C'est en réalité l'image même de la recherche en biologie et les auteurs ont ainsi constitué un très utile instantané du problème en 1968 qui complète heureusement leurs deux ouvrages de la même collection : *The meiotic System* (1965) et *The Chromosome Complement* (1968). L'avantage de ce parti pris sera surtout sensible aux chercheurs intéressés de près ou de loin par ces questions : les obscurités du sujet sont parfaitement découpées par les clartés qu'on en possède.

L'introduction montre la complémentarité des aspects génétiques et épigénétiques des chromosomes et les lacunes de l'étude des chromosomes limitées à la phase visible (... « the « restless » resting nucleus... »). *Les phénomènes cycliques présentées par le chromosome et la cellule* sont ensuite exposés dans leurs relations avec le développement avant l'étude très rapide des *constituants chimiques du noyau. L'activité métabolique nucléaire* constitue avec ses soixante pages la partie la plus développée de l'ouvrage : c'est de toute évidence le point du problème le plus étudié à l'heure actuelle. L'ensemble des connaissances acquises s'y trouve réparti entre la reproduction du chromosome (replication et variations de l'ADN) et son fonctionnement hétérosynthétique (ARN et protéines). L'étude du phénomène d'*inactivité nucléaire* complète le tour d'horizon sur

le métabolisme du noyau par la description des processus d'érythropoièse et de spermiogenèse. Les cytologistes retrouveront ensuite un chapitre qui leur est depuis longtemps familier : l'*activité mécanique nucléaire* que les biochimistes animent à présent à leur façon. *Les séquences synthétiques et le problème de la régulation* constituent l'avant dernier chapitre et aussi probablement le plus important pour la connaissance biologique. Les quelques pages fort hétérogènes qui lui sont seulement consacrées traduisent bien l'état embryonnaire des connaissances actuelles sur ce sujet ainsi que sur la *structure des chromosomes* où les auteurs n'ont, à notre avis, pas suffisamment mis en lumière les difficultés qui s'opposent à la théorie polynémique. La *conclusion* vise à démontrer que la signification des chromosomes déborde largement celle des gènes qui les constituent. Les mécanismes d'intégration sont essentiels qui combinent notamment les activités auto- et hétéro-synthétiques du matériel génétique. Dans ce contexte la notion de super-gène se trouve généralisée de l'opéron au chromosome sexuel par la coadaptation génétique et/ou épigénétique des gènes qu'ils réunissent. Et les dernières lignes de l'ouvrage constituent une savoureuse mise en garde contre la publication des résultats d'expériences ou encore de synthèses insuffisamment contrôlés.

E. Essad.

Jacquard (A.). — Structures génétiques des populations. — Masson, Paris, 399 p., 1970.

Le livre rédigé par A. Jacquard reprend un ensemble de notions présentées par divers chercheurs dans les domaines de la génétique des populations. Une telle synthèse était nécessaire dans ce domaine où les connaissances évoluent très rapidement.

En un sens, le travail réalisé dans cet ouvrage couvre parfaitement les problèmes de génétique des populations humaines : structures génétiques des populations et des individus, modèle panmictique, écarts à la panmixie ; mais il est évident que le titre permettrait de supposer que ce livre pouvait aussi s'adresser à des généticiens spécialisés sur des populations végétales ou bactériennes, et sous ce rapport, maints points sont laissé dans l'ombre.

Par ailleurs, alors que l'ensemble des concepts tend à introduire une grande logique, la composition de détail des parties traitées semble parfois très curieuse. Dans le grand thème intitulé *Le modèle panmictique* nous trouvons, par exemple, l'ordre des chapitres suivant : Équilibre panmictique d'un locus, équilibre de l'ensemble de deux locus, transmission des caractères quantitatifs et liaison génétique entre apparentés. Le chapitre XI, intitulé *Les mutations* se termine par : « Rappel de quelques définitions et résultats du calcul matriciel » dont on ne voit vraiment pas la justification en cette place. Enfin, l'apparition, en fin d'ouvrage, d'un chapitre *Évolution* qui se réduit à quinze pages, traitant du maintien du polymorphisme, des races et de l'eugénisme, nous semble confirmer à nouveau que ce livre est limité aux spécialistes de la génétique humaine et que son titre trop général peut induire en erreur.

Cependant ces critiques doivent être limitées à leur juste place : le sujet était difficile, les données dispersées et certaines notions étaient très récentes. Il fallait donc beaucoup de courage pour aborder ce travail. Faut-il aller jusqu'à dire que A. Jacquard a créé un langage et a fait œuvre originale, alors que les notions et le vocabulaire qu'il utilise ont, pour la plupart, été présentés il y a plusieurs années par d'autres auteurs ?

La valeur du travail ici réalisé, est celle d'une synthèse orientée vers la génétique des populations humaines, et dans un tel domaine, cela donnerait au livre suffisamment de mérite. Et c'est dans ce seul sens que l'étude des différents chapitres doit être pleinement recommandée.

Y. Demarly.

Kovacs (I.) (éd.) — Some methodological achievements of the Hungarian hybrid Maize breeding. Akadémiai kiado, Budapest, 1970, 385 p.

Cet ouvrage présente des contributions théoriques ou appliquées dans les différents aspects de l'amélioration du Maïs en Hongrie. Le matériel de départ, l'extraction des lignées et leur estimation sont abordées. Janossy rapporte le succès obtenu dans l'obtention de bonnes lignées. I. Kovacs conclut que la sélection visuelle peut être efficace pour les caractères morphologiques, physiologiques et de résistance. Bálint impute aux gènes récessifs défavorables une grande partie de l'effet d'inbreeding mais aussi à des mutations géniques ou chromosomiques survenant durant la période d'autofécondation.

Gyulávary utilise avec succès les monoploïdes, la production d'haploïdes étant accrue par l'irradiation du pollen. Par ailleurs, la sélection gamétique s'est révélée moins efficace que le test précoce des lignées. I. Kovacs trouve une bonne corrélation entre le rendement des hybrides simples (lignée commune × lignée variable) et celui des hybrides doubles (hybride simple précité) × (hybride simple testeur).

Cseneki utilise la stérilité mâle cytoplasmique Texas qui se révèle stable dans différents milieux et manifeste quelque effet dépressif, sur le rendement chez certains hybrides, constaté également par Oraby. Cet auteur a constaté encore que les microspores dégénèrent après la formation des tétrades. Henger montre que les plantes mâle-stériles sont plus solidement ancrées que les analogues normales.

Parmi les composantes du rendement, l'hétérosis affecte principalement le nombre de grains par rangée, puis la longueur du grain, son poids unitaire et la longueur de l'épi (I. Kovacs). Avec K. Kovacs, cet auteur montre en utilisant les coefficients de piste que le rendement en grain est affecté d'abord par le nombre de grains par rangée, par la longueur de l'épi qui agit sur le caractère précédent, et directement par le poids unitaire du grain.

Herczech met en évidence une plus grande sensibilité au froid des lignées mâle-stériles par rapport à leurs analogues fertiles, une plus grande résistance chez les hybrides produits avec stérilité mâle. Dolinka trouve pour ces dernières une plus grande résistance à l'oscinie.

La radiosensibilité de populations, hybrides et lignées, étudiée par Csetneki présente une forte variabilité.

K. Kovacs a conduit différentes recherches sur la physiologie et la viabilité des graines. Une bonne fertilisation des parents femelles retentit sur la production des hybrides, sur la résistance au *Fusarium*. Le rapport adénine/acides nucléiques totaux paraît important à considérer dans la viabilité des semences. Sa relation avec le pollen est étudiée. La teneur des grains en AIA est plus faible chez les lignées que chez les hybrides.

La trentaine d'articles qui forment l'ouvrage, devant intéresser les sélectionneurs de Maïs reflète assez bien les méthodes et les préoccupations classiques mais n'a pu couvrir, à regret, des domaines nouveaux.

M. Pollacsek.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7 avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé :* (150 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats,* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion ;* f) *résumé* anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatres langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals,* ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S. ;* le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.
Il est rappelé que le format utile des Annales est : 19 × 12,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront une épreuve à corriger.

Envoi du manuscrit : M. MAYER, Centre national de Recherches agronomiques, 78-Versailles (France). On demande deux exemplaires.

Le Directeur de la publication: M.-L. Cagnac

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 4-1971

Dépôt légal: 2e trimestre 1971. N° d'impression: 164.

annales de l'amélioration des plantes

Trimestriel

1971

Vol. 21. N° 2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (2), 103-116.

ANALYSE DU FONCTIONNEMENT DES GÈNES MAJEURS IMPLIQUÉS DANS LA PIGMENTATION FLORALE DU PÉTUNIA

J. MEYNET [1], A. CORNU et M. PAYNOT

avec la collaboration technique de R. BODERGAT et Madeleine GIRAUD

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Dijon, I. N. R. A.
21 - Dijon

RÉSUMÉ

L'analyse génétique et biochimique de la pigmentation des fleurs de *Petunia hybrida* fait ressortir l'importance du rôle de quelques gènes principaux, à savoir :

1° Les gènes A et B, qui interviennent d'une manière quantitative dans la production d'anthocyanes et de flavonols, et qui sont antagonistes l'un de l'autre.

2° Les gènes R, P_1 et P_2, qui déterminent la prédominance d'un type particulier d'anthocyane, et qui ont, de ce fait, une action qualitative sur la coloration des fleurs. Certains d'entre eux paraissent pléiotropes.

Les interactions entre ces gènes et leurs répercussions sur le phénotype floral sont également analysées.

Mots clés : *hérédité, pigments anthocyaniques, Pétunia.*

L'hérédité de la pigmentation florale du Pétunia a été l'objet de divers travaux conduits dans plusieurs pays indépendamment les uns des autres. C'est ainsi que MATHER et EDWARDES (1943), puis PARIS et HANEY (1958) ont défini le rôle d'un certain nombre de gènes vis-à-vis de la coloration des fleurs, mais sans entreprendre d'analyses biochimiques des pigments concernés, alors que plus récemment BIANCHI (1960), MOSIG (1960) et enfin MEYER (1964), sont parvenus à définir le fonctionnement et les interactions de quelques gènes, vis-à-vis des teneurs en anthocyanes des fleurs de lignées et hybrides de Pétunia. Cependant, ces derniers auteurs et spécialement MEYER qui donne des indications particulièrement intéressantes sur le

(1) Adresse actuelle : Station d'Amélioration des Plantes florales de Fréjus (Var).

rôle biochimique de quatre gènes dénommés L, M, F et K, ne font pas mention des phénotypes floraux correspondant aux différentes formules géniques qu'ils utilisent ; dans les listes de gènes présentées par les auteurs, il existe certainement sous des dénominations différentes des facteurs identiques, qu'il est difficile de repérer dans ces conditions. Par ailleurs, grâce aux progrès de la chromatographie sur papier ou sur couches minces, les flavonoïdes des fleurs de Pétunia ont été analysés et inventoriés (HARBORNE 1962 ; BIRKOFER et al. 1963 ; MUSZYNSKI, 1964), mais sans référence à la nature génétique des variétés utilisées.

Il était donc nécessaire, puisque nous avions choisi le Pétunia comme matériel de base pour nos études de mutagenèse (CORNU, 1970), de reprendre ces recherches sur la pigmentation florale d'une manière synthétique, en menant de front les analyses génétiques et biochimiques, en se référant toujours aux aspects phénotypiques obtenus de façon à rendre conjointement utilisables les travaux américains et allemands, aux plans pratique et théorique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — *Le matériel végétal*

Il a été constitué à partir de variétés ou de lignées aimablement fournies par les Établissements Clause à Brétigny-sur-Orge. Nous nous sommes efforcés, dans la mesure où il n'y avait pas d'auto-incompatibilité, d'homogénéiser ce matériel par inbreeding et d'obtenir des lignées aussi stables que possible, au moins en ce qui concerne la pigmentation florale. Les caractéristiques des principales lignées utilisées dans le cadre de cette note sont indiquées dans le tableau 1.

Le plus souvent, nous avons employé le back-cross, pour déterminer les facteurs géniques responsables des diverses formules anthocyaniques trouvées et donc des phénotypes observés. Ces différents phénotypes ségrégeant étaient ensuite repris par autofécondation ou par croisement de retour pour confirmer ou préciser leur nature génétique.

2. — *L'analyse des pigments floraux*

Pour connaître d'une manière extensive la constitution pigmentaire des fleurs des différents phénotypes obtenus dans les back-crosses, on s'est borné à la détermination des aglycones (fig. 1) dans le plus grand nombre d'individus possibles.

Pour cette détermination, des pigments sont extraits par macération des pétales dans du méthanol à 1 p. 100 d'acide chlorhydrique (à 4° pendant une nuit). La solution obtenue contenant les différents hétérosides est concentrée sous vide. Le résidu sec obtenu est repris par de l'acide chlorhydrique 2 N pour être hydrolysé au bain-marie bouillant pendant 30 mn. Les aglycones libérés sont extraits par l'alcool isoamylique, puis cette phase est chromatographiée sur couche mince de cellulose selon la technique décrite par NYBOM (1964).

Les quantités relatives des différentes anthocyanes dans un même extrait sont évaluées d'après l'importance relative des taches notées : t (traces), 1, 2, 3 ou 4 dans l'ordre croissant (tabl. 1).

Une analyse plus poussée des pigments a été faite dans certains cas pour définir la séquence des sucres des hétérosides et mettre en évidence une acylation éventuelle par un acide cinnamique.

Les pigments acylés sont saponifiés par mise en solution dans l'eau à 10 p. 100 de soude ; on laisse se dérouler la réaction pendant 5 minutes, puis on réacidifie avec de l'acide chlorhydrique jusqu'à coloration rouge de la solution.

Les hétérosides sont déterminés par chromatographie sur couches minces et sur papier (HARBORNE, 1967). Les Rf des différents pigments, préalablement purifiés par chromatographie préparative, si besoin est, sont calculés et comparés à ceux cités par HARBORNE.

Dans les lignées de base citées dans cette note (tabl. 1), les pigments sont généralement du type rutinoside 3, glucoside 5 ou diglucoside 3,5, acylés par l'acide para-coumarique (exemple : la formule développée du pétunidol présentée dans la fig. 1), sauf dans le cas de la lignée Sg-15, où l'on a affaire à des monoglucosides 3 ou sophorosides 3 non acylés (tabl. 2).

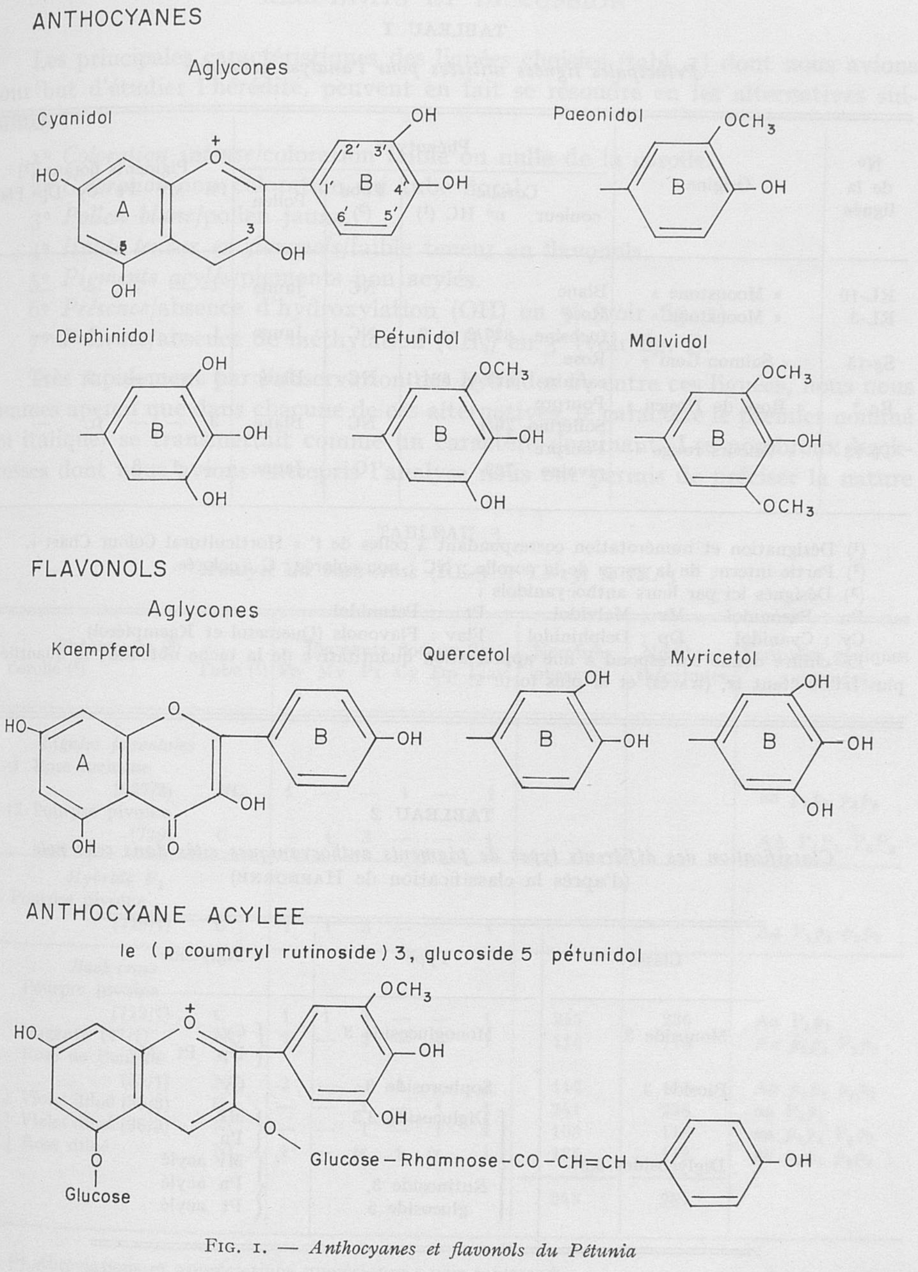


FIG. I. — *Anthocyanes et flavonols du Pétunia*

TABLEAU I

Principales lignées utilisées pour l'analyse génétique

Nº de la lignée	Origine	Phénotype: Corolle couleur	Phénotype: Corolle nº HC (1)	Phénotype: Tube (2)	Phénotype: Pollen	Pigments floraux (3): Pn	Mv	Pt	Cy	Dp	Flav.
RL-10	« Moonstone »	Blanc		NC	Jaune	—	—	—	—	—	4
RL-3	« Moonstone »	Rose fuchsine	627/2 et 3	NC	Jaune	1	—	—	1	—	1
S*g*-15	« Salmon-Gem »	Rose carmin	621 et 621/1	NC	Blanc	1	—	—	3	—	1
R*a*-3	« Rose de Haven »	Pourpre Solférino	26/1	NC	Blanc	3	—	—	tr.	—	1
T*b*-13	« Velours rouge »	Pourpre pivoine	729	C	Jaune	—	1	3	—	—	1

(1) Désignation et numérotation correspondant à celles de l' « Horticultural Colour Chart ».
(2) Partie interne de la gorge de la corolle : NC : non colorée ; C : colorée.
(3) Désignés ici par leurs anthocyanidols :
Pn : Paeonidol Mv : Malvidol Pt : Petunidol
Cy : Cyanidol Dp : Delphinidol Flav : Flavonols (Quercetol et Kaempférol)
Le chiffre donné correspond à une appréciation quantitative de la tache obtenue ; la quantité la plus faible étant tr. (traces) et la plus forte 4.

TABLEAU 2

Classification des différents types de pigments anthocyaniques cités dans cette note
(d'après la classification de HARBORNE)

Classe	Type	Aglycone
Monoside 3	Monoglucoside 3	Cy Dp Pt Mv
Bioside 3	Sophoroside 3	Cy
Diglycosides 3,5	Diglucoside 3,5	Mv Pn
	Rutinoside 3, glucoside 5	Mv acylé Pn acylé Pt acylé

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les principales caractéristiques des lignées choisies (tabl. 1) dont nous avions pour but d'étudier l'hérédité, peuvent en fait se résoudre en les alternatives suivantes :

1° *Coloration intense*/coloration faible ou nulle de la corolle.
2° *Coloration*/non coloration du tube floral.
3° *Pollen blanc*/pollen jaune.
4° *Haute teneur en flavonols*/faible teneur en flavonols.
5° *Pigments acylés*/pigments non acylés.
6° *Présence*/absence d'hydroxylation (OH) en 5′ (voir fig. 1).
7° *Présence*/absence de méthylation (CH_3) en 3′ (voir fig. 1).

Très rapidement par l'observation des hybrides F_1 entre ces lignées, nous nous sommes aperçu que dans chacune de ces alternatives, le caractère le premier nommé (en italique) se transmettait comme un caractère dominant. Les nombreux back-crosses dont nous avions entrepris l'analyse nous ont permis de préciser la nature

TABLEAU 3

Analyse du back-cross (RL-3 × T*b*-13) × RL-3

Phénotypes (2) Corolle (1)	Tube (1)	Pigments floraux (1) Pn	Mv	Pt	Cy	Dp	Flav.	Nombres observés	Nombres théoriques	Formules géniques supposées
Lignées parentales										
RL-3 Rose fuchsine (627/2)	NC	1	—	—	1	—	1			*aa* p_1p_1 p_2p_2
T*b*-13 Pourpre pivoine (729)	C	—	1	3	—	—	1			AA P_1P_1 P_2P_2
Hybride F_1										
(T) Pourpre pivoine (729/1)	C	1	1	3	—	—	1			A*a* P_1p_1 p_2p_2
Back-cross										
(T) Pourpre pivoine (729/1)	C	1	1	3	—	—	1	245	236	A*a* P_1p_1
(P) Magenta (27/1)	NC	2	—	2	—	—	1	116	118	A*a* p_1p_1 P_2p_2
(R) Rose de Bengale (25/1)	NC	2	—	—	1	—	1	112	118	A*a* p_1p_1 p_2p_2
(TL) Violet dilué (36/3)	C	—	—	1	—	1	1	241	236	*aa* P_1p_1
(PL) Violet dilué (36/3)	NC	—	—	1	—	1	1	103	118	*aa* p_1p_1 P_2p_2
(RL) Rose dilué	NC	1	—	*tr.*	1	*tr.*	1	126	118	*aa* p_1p_1 p_2p_2
								943	944	

(1) Abréviations et appréciations numériques : voir tableau 1.
(2) Le pollen est de couleur jaune dans tous les cas, comme dans les deux lignées parentales.

Analyse statistique : $\chi^2 = 3{,}4$ (P > 0,05) non significatif.

et le fonctionnement de 6 paires d'allèles et leurs interactions ; parmi ces résultats, nous avons retenu ceux de trois back-crosses (tabl. 3, 4 et 5) qui nous fourniront l'essentiel de notre base de discussions ; nous n'avons pas jugé utile de reporter ici toutes les analyses fragmentaires (disjonctions de 1 ou 2 gènes) ou portant sur des effectifs faibles, qui ne font d'ailleurs que confirmer nos conclusions.

TABLEAU 4

Analyse du back-cross (RL-10 × T*b*-13) × RL-10

Phénotypes Corolle (1)	Tube (1)	Pn	Mv	Pt	Cy	Dp	Flav.	Nombres observés	Nombres théoriques	Formules géniques supposées (2)
		Pigments floraux (1)								
Lignées parentales										
RL-10 Blanche	NC	—	—	—	—	—	4			$aa\ p_1p_1\ p_2p_2$ BB
T*b*-13 Pourpre pivoine (729)	C	—	1	3	—	—	1			AA $P_1P_1\ P_2P_2\ bb$
Hybride F₁										
(T+) Pourpre pétunia (32)	C	—	1	3	—	tr.	4			Aa $P_1p_1\ P_2p_2$ Bb
Back-cross										
(T+) Pourpre pétunia (32)	C	—	1	3	—	tr.	4	94	100	A $P_1\ p_1$ B
(P+) Mauve (633)	NC	tr.	tr.	2	—	tr.	4	62	50	Aa $p_1p_1\ P_2p_2$ B
(R+) Rose de Perse (628/1)	NC	2	—	tr.	tr.	—	4	46	50	Aa $p_1p_1\ p_2p_2$ B
(TL+) Violet très dilué	C	—	—	tr.	—	tr.	4	108	100	aa P_1p_1 B
(PL+) (RL+) Blanche	NC	—	—	—	—	—	4	92	100	aa p_1p_1 B
								402	400	

(1) Abréviations et appréciations numériques : voir tableau 1.

(2) Les génotypes issus du back-cross peuvent être homozygotes BB ou hétérozygotes B*b* : on n'a indiqué ici que la présence de l'allèle dominant B. Dans les cas où la situation au locus P_2 n'a pas d'incidence phénotypique, elle n'a pas été formulée.

Analyse statistique : $\chi^2 = 4{,}8$ ($P > 0{,}05$) non significatif.

Ces gènes peuvent être classés en deux groupes suivant qu'ils ont un rôle quantitatif ou qualitatif dans la synthèse des flavonoïdes ; dans le premier groupe, nous parlerons du gène A, responsable de la coloration intense de la corolle, et du gène B, principal inducteur de la synthèse des flavonols ; dans le second groupe seront discutés les rôles de R, P_1 et P_2 responsables des substitutions en 3, 5, 3′ et 5′ (voir fig. 1), et enfin du gène W pour la coloration du pollen.

I. — *Les gènes à action quantitative*

1. *Le gène A.*

Il figure à l'état dominant dans les lignées S*g*-15, R*a*-3 et T*b*-13, et conditionne la synthèse d'une grande quantité d'anthocyanes dans la corolle de la fleur. Il se

comporte comme un allèle complètement dominant : les hybrides *Tb*-13 × RL-3 (tabl. 3) et *Tb*-13 × RL-10 (tabl. 4) par exemple, sont intensément colorés ; l'analyse des deux back-crosses issus de ces hybrides montre très clairement :

1° le monoallélisme : les disjonctions sont très proches du rapport théorique 1/1 ;

2° l'indépendance du déterminisme de la coloration du tube floral vis-à-vis des allèles A et *a* ;

3° le rôle relativement faible que joue ce gène sur la production des flavonols dans les fleurs (comparer les tableaux 3 et 4 et voir le tableau 7).

TABLEAU 5

Analyse du back-cross (*Tb*-13 × *Sg*-15) × *Sg*-15

Phénotypes Corolle (1)	Tube (1)	Pigments floraux (1) (2) Pn	Mv	Pt	Cy	Dp	Flav	Nombres observés	Nombres théoriques	Formules géniques supposées (3)
Lignées parentales										
Tb-13 Pourpre pivoine (729)	C	—	1	3	—	—	1			RR P_1P_1 P_2P_2 *bb*
Sg-15 Rose carmin (621/1)	NC	***1***	—	—	***3***	—	1			*rr* p_1p_1 p_2p_2 *bb*
Hybride F_1										
(T) Pourpre pivoine	C	1	3	2	—	1	1			R*r* P_1p_1 P_2p_2
Back-cross										
(T) Pourpre pivoine (729/1)	C	1	3	2	—	1	1	215	218	R*r* P_1p_1
(P) Magenta (27/1)	NC	3	3	1	—	1	1	104	109	R*r* p_1p_1 P_2p_2
(R) Rose de Bengale (25/1)	NC	3	—	—	1	—	1	84	109	R*r* p_1p_1 p_2p_2
(D) Cramoisi (22/2)	C	—	***1***	***2***	***1***	***3***	1	250	218	*rr* P_1p_1
(S_F) Carmin (21/1)	NC	***1***	***1***	***2***	***3***	***3***	***1***	103	109	*rr* p_1p_1 P_2p_2
(S) Rose carmin (621)	NC	***tr.***	—	—	***3***	***1***	1	115	109	*rr* p_1p_1 p_2p_2
								871	872	

(1) Abréviations et appréciations numériques : voir tableau 1.
(2) Les anthocyanes non acylées sont indiquées par des chiffres en gras.
(3) Les génotypes issus du back-cross sont homozygotes *bb*. Dans les cas où la situation au locus P_2 n'a pas d'incidence phénotypique, elle n'a pas été formulée.

Analyse statistique : $\chi^2 = 11{,}1$ (P = 0,05).

L'action quantitative du gène A ne dépend pas en général du type d'anthocyane produit ; cette action, par exemple, est à peu près la même dans les phénotypes (T), (P) et (R) [1], différents par leur contexte génique (tabl. 3). Cependant, il faut remarquer que dans les fleurs des phénotypes « dilués » (TL), (PL) et (RL) [1] dus à l'absence de l'allèle dominant A, les proportions relatives des différentes antho-

(1) Voir la classification générale de tous ces phénotypes au tableau 7.

cyanes ne sont pas tout à fait les mêmes que dans les fleurs intensément colorées, ne se distinguant des précédentes que par la présence de l'allèle A (tabl. 3) ; on constate en particulier dans les types dilués l'apparition d'une petite quantité de delphinidol, non présente dans les types très colorés.

Ce gène A paraît avoir un fonctionnement identique à celui du facteur appelé W par MATHER et EDWARDES (1943) et du facteur appelé *Iv* par PARIS et HANEY (1958).

2. *Le gène B.*

Il figure à l'état dominant uniquement dans la lignée RL-10, et sa présence entraîne la synthèse d'une grande quantité de quercétol et de kaempférol dans les fleurs de cette lignée et de tous les hybrides F_1 obtenus à partir de cette lignée ; de même toutes les plantes issues d'un recroisement par RL-10 (tabl. 4) ont une haute teneur en flavonols.

Certaines plantes de la variété *Moonstone*, base de départ pour la sélection des lignées RL-3 et RL-10, étaient hétérozygotes pour ce gène, comme l'ont montré les autofécondations réalisées à partir de ces plantes (obtention d'une disjonction de type 3/1) et les croisements par des lignées telles que S*g*-15 ou R*a*-3 (obtention de disjonctions de type 1/1). Le déterminisme de la production de flavonols est donc bien dans ce cas précis de nature monogénique. Cependant, dans d'autres cas, il est apparu que d'autres gènes pouvaient avoir une interaction vis-à-vis du gène B ; celui-ci reste néanmoins le facteur le plus important dans l'induction de la synthèse des flavonols.

Le gène B apparaît de plus comme un antagoniste du fonctionnement de A ; il est certain que la production d'anthocyanes est moins importante dans les fleurs de phénotype B*b* que dans celles de génotype *bb*. Par ailleurs, la production d'anthocyanes dans les plantes de génotype *aa* est nulle s'il y a présence de l'allèle B, alors qu'elle est sensible en l'absence de celui-ci ; le phénotype « fleur blanche » (RL^+) correspond nécessairement aux génotypes *aa* BB ou *aa* B*b*. Les flavonols ne sont pas eux-mêmes des pigments, mais leur présence peut modifier la coloration d'ensemble de la fleur de Pétunia : les phénotypes (T^+) (P^+) et (R^+), à forte teneur en flavonols, sont différents respectivement des phénotypes (T), (P) et (R) à faible teneur en flavonols (tabl. 3, 4 et 7) ; la coloration des premiers est plus violacée que celle des seconds qui est nettement plus rouge.

Le rôle de ce gène, tel que nous le définissons par la production de flavonols, ne semble pas avoir été évoqué jusqu'ici dans la littérature consacrée à la pigmentation florale du Pétunia. Le gène B est peut-être l'équivalent d'un des facteurs cités par PARIS et HANEY (1958), mais en l'absence de référence biochimique, il est difficile de préciser lequel d'entre eux pourrait convenir.

II. — *Les gènes à action qualitative*

1. *Le gène R.*

On peut le définir au départ comme le facteur dominant responsable de l'acylation des diverses anthocyanes des fleurs. Le rôle des allèles R et *r* ressort très bien de l'analyse du back-cross du tableau 5 ; on constate que :

a) la répartition entre les types acylés et non acylés est bien monofactorielle (1/1) ;

b) l'analyse chromatographique confirme que tous les pigments acylés sont du type rutinoside-3 — glucoside-5 (fig. 1) ou 3-5 diglucoside. Les pigments non acylés sont, par contre, tous des monosides ou biosides-3. La glucosidation en 5 (fig. 1) est donc liée dans tous les cas à l'acylation de sucres fixés en 3 ;

c) les pigments majeurs des plantes récessives *rr* sont le delphinidol et le cyanidol, caractérisés par l'absence de radical méthyle en position 3′ (fig. 1). Cette fonction de méthylation en 3′ semble donc corrélative des deux autres fonctions du gène R : acylation en 3 et glucosidation en 5.

Ce fait est confirmé par l'étude de l'hybride S*g*-15 × R*a*-3, où les deux lignées récessives pour P_1 et P_2 ne diffèrent que par la paire R/*r* : les trois fonctions sont actives ensemble dans l'hybride F_1, et dans la moitié des descendants du back-cross F_1 × S*g*-15 ; dans l'autre moitié (plantes de type (S)), ces 3 fonctions (acylation en 3, glucosidation en 5, méthylation en 3′) sont réprimées simultanément.

Les colorations obtenues dans les disjonctions R/*r* sont très différentes (tabl. 5) : d'une manière générale, les coloris des fleurs de génotype *rr* sont beaucoup plus ternes que ceux des fleurs de génotype R*r*.

Ce gène que nous avons appelé R paraît identique aux facteurs dominants S, analysé par PARIS et HANEY (1958), et F, analysé par MEYER (1964).

2. *Le gène P_1.*

C'est le gène qui, à l'état dominant, est responsable de la pigmentation du tube de la corolle ; dans les lignées de base (tabl. 1), il est présent uniquement dans la lignée T*b*-13. Ce caractère de pigmentation du tube se transmet d'une manière monofactorielle dans les back-crosses analysés : il correspond aux phénotypes (T) ou (T+), (TL) ou (TL+) (tabl. 3, 4 et 5). Le gène P_1 est également présent dans les plantes de phénotypes (D), comme le montrent les croisements-tests par la lignée RL-3 (tabl. 6) : on voit en effet réapparaître dans 50 p. 100 de la descendance des plantes de phénotypes (T), preuve que les plantes de type (D) (tabl. 5) étaient hétérozygotes P_1p_1.

Mais ce gène P_1 a une action également sur la pigmentation de la corolle dans laquelle, en sa présence, est synthétisée une grande quantité de pétunidol (tabl. 3 et 4) ou de malvidol (tabl. 5) dans les génotypes A*a*. La synthèse du malvidol est ici le résultat de l'activité d'un gène supplémentaire, apporté par la lignée S*g*-15, et qui favorise la méthylation en position 5′ (fig. 1). De toute évidence, que ce gène soit présent ou non [1], il y a, en présence de P_1 et de A, production d'une grande quantité d'anthocyanes portant un hydroxyle en position 5 (fig. 1) ; cette action est nettement confirmée par le fait qu'en l'absence de R, on a synthèse importante de delphinidol (tabl. 5) dans les types (D).

Dans certaines conditions de température et d'éclairement (15°C et 10 000 lux par exemple), ou dans des conditions de souffrance de la plante, il peut y avoir synthèse d'anthocyanes dans les feuilles de Pétunia et cette synthèse n'a lieu que si l'allèle P_1 est présent : les anthocyanes produites dans les feuilles sont dans ce cas sensiblement les mêmes que celles produites dans les fleurs. Notons enfin que le gène P_1 a une activité complémentaire d'autres gènes dans la pigmentation anthocyanique du pollen.

[1] Le fonctionnement de ce gène, ainsi que celui d'autres intervenant dans la synthèse du malvidol, seront analysés dans une note ultérieure.

Certaines fonctions de ce gène, particulièrement pléiotrope, paraissent correspondre à celles du gène R, analysé par PARIS et HANEY (1958), et à celles du gène M, étudié par MEYER (1964).

3. *Le gène P_2.*

La présence de ce gène, responsable des phénotypes (P), n'est décelable qu'en l'absence de P_1. On ne le voit en effet se manifester que dans les plantes de génotype p_1p_1 (tabl. 3, 4 et 5) issus de back-crosses obtenus à partir de la lignée T*b*-13. Le gène P_2, originairement présent dans cette lignée, est donc hypostatique par rapport à P_1 ; son action se traduit, dans les plantes de génotype A*a* p_1p_1, au niveau de la corolle uniquement, par une synthèse assez limitée de pétunidol (tabl. 3 et 4) ou de malvidol (tabl. 5) ; on aboutit alors dans ces phénotypes (P) à un équilibre entre les productions de paeonidol (non hydroxylé en 5′) et de pétunidol ou de malvidol (hydroxylé en 5′). La fonction du gène P_2 est donc une fonction hydroxylante (en position 5′) comme dans le cas du gène P_1, mais son action quantitative est nettement inférieure. En présence de P_1, et faute d'analyse quantitative très précise, son action n'est pas décelable.

Le gène P_2 est présent également dans les plantes de phénotype (S_F), comme le montre l'analyse du tableau 6. Il a donc ici aussi un rôle comparable à celui de P_1 dans les génotypes *rr*, mais moins intense, puisqu'on observe un équilibre delphinidol/cyanidol (produits en quantités égales dans les types S_F) analogue à l'équilibre pétunidol/paeonidol des types (P), noté dans le paragraphe précédent.

TABLEAU 6

Analyse génétique des phénotypes (D) *et* (S_F)
provenant du back-cross (T*b*-13 × S*g*-15) × S*g*-15 (voir tabl. 5)

Hybrides	Descendances obtenues (2)			Totaux	Formule génique du type testé
	Type (T)	Type (P)	Type (R)		
$(D)_1$ × RL-3 (1)	190	104	94	288	AA *rr* P_1p_1 P_2p_2
$(D)_2$ × RL-3	108	—	140	248	AA *rr* P_1p_1 p_2p_2
(S_F) × RL-3	—	600	548	1 148	AA *rr* p_1p_1 P_2p_2

(1) La lignée RL-3 a théoriquement le génotype *aa* RR *bb* p_1p_1 p_2p_2.
Le phénotype $(D)_1$ peut être qualifié de « cramoisi violacé » par rapport au phénotype $(D)_2$ « cramoisi ».
(2) L'apparition du phénotype (T) signale la présence de l'allèle dominant P_1.
L'apparition du phénotype (P) signale la présence de l'allèle dominant P_2.
L'apparition du phénotype (R) est le résultat de l'absence de P_1 et de P_2.

Dans les génotypes bi-récessifs *aa* p_1p_1, l'action du gène P_2 n'est perceptible qu'en l'absence du gène B ; c'est ainsi que dans les phénotypes (PL), il y a synthèse d'une faible quantité de pétunidol et de delphinidol (tabl. 3). La présence de B inhibe, dans ces génotypes, toute synthèse d'anthocyanes (tabl. 4).

Notons que la présence de P_2 dans les génotypes AA *rr* P_1p_1 est quelquefois décelable : on peut en effet distinguer deux phénotypes (D), « cramoisi violacé »

dû à la présence d'un allèle dominant P_2 et « cramoisi vrai » résultant de l'absence de P_2 (tabl. 6).

Ce gène est peut-être identifiable à d'autres, cités précédemment par d'autres auteurs, mais en l'absence de données, soit biochimiques, soit phénotypiques, il est impossible de se prononcer.

4. *Le gène W.*

Il est présent à l'état dominant dans les lignées S*g*-15 et R*a*-3 et à l'état double récessif dans les lignées à pollen jaune (RL-10, RL-3 et T*b*-13). Le gène est certainement le même que le facteur W décrit par MÜLLER (1958). L'alternative pollen blanc/pollen jaune est remplacée par l'alternative pollen bleu/pollen vert, lorsqu'il y a présence d'anthocyanes dans le pollen. Mais le fonctionnement de ce gène peut être altéré par d'autres gènes dont certains ont un rôle dans la synthèse d'anthocyanes dans la corolle ou le tube, comme l'avait déjà supposé MOSIG (1960). Dans une étude prochaine, nous essaierons de préciser les modalités de fonctionnement des facteurs impliqués dans la pigmentation du pollen.

CONCLUSION

Les gènes dont nous venons d'analyser le fonctionnement sont certainement les plus importants dans le déterminisme de la coloration de la fleur de Pétunia.

Les formules géniques de nos cinq lignées de départ, telles qu'elles découlent de notre analyse génétique, sont les suivantes :

RL-10 = *aa* RR p_1p_1 p_2p_2 BB *ww*
RL-3 = *aa* RR p_1p_1 p_2p_2 *bb* *ww*
S*g*-15 = AA *rr* p_1p_1 p_2p_2 *bb* WW
R*a*-3 = AA RR p_1p_1 p_2p_2 *bb* WW
T*b*-13 = AA RR P_1P_1 P_2P_2 *bb* *ww*

Nous avons tenté de résumer dans le tableau 7 les conclusions principales auxquelles nous sommes parvenus, à propos des contenus en flavonoïdes et des phénotypes floraux correspondant à chaque génotype possible ; nous n'avons envisagé ici que les combinaisons entre les 5 gènes A, B, R, P_1 et P_2, mais il est certain que bien d'autres facteurs peuvent intervenir au niveau des substitutions du noyau B (fig. 1) des anthocyanes ou des flavonols, au niveau de la coloration du pollen, de la répartition des pigments dans les fleurs, etc. Nous nous efforcerons de préciser dans des notes ultérieures leurs interactions avec les 5 gènes majeurs évoqués plus haut.

Ces gènes majeurs ne sont pas des exemples uniques chez les plantes supérieures : des facteurs analogues au gène A sont connus chez de très nombreuses plantes (HARBORNE, 1967) ; ils interviennent généralement, comme chez le Pétunia, dans la synthèse des anthocyanes, indépendamment de celle des flavonols. Les exemples de gènes intervenant dans la synthèse des flavonols sont moins nombreux : on peut citer chez le Cyclamen, le gène F (VAN BRAGT, 1962) et chez *Primula sinensis*, le gène B (SCOTT-MONCRIEFF, 1936), dont le mode d'action est tout à fait similaire à celui du gène B du Pétunia. Le gène P_1, tout au moins dans sa fonction hydroxylante en position 5', a de nombreux analogues, notamment V de *Phaseolus vulgaris*

(FEENSTRA, 1960), B de *Pisum sativum* (LAMPRECHT, 1957), P de *Solanum tuberosum* (DODDS et LONG, 1955) ou les gènes R et V respectivement de *Salvia horminum* (CORNU et PAYNOT, 1969) et *Salvia splendens* (HENDRYCHOVA-TOMKOVA, 1964). Mais l'association de cette fonction hydroxylante avec le déterminisme de la pigmentation du tube floral et celui de la pigmentation du pollen, est un phénomène

TABLEAU 7

Phénotypes et composition pigmentaire des fleurs de Pétunia en fonction de leurs génotypes

Génotypes (1)	Anthocyanes majeures (2)				Flavonols (3)	Phénotypes (4)			Tube
	Cy	Pn	Dp	Pt ou Mv		Dési-gnation	Coloris	No H.C.C.	
A R P_1 P_2/p_2 B				*	+	T^+	Pourpre pétunia	32 ou 32/1	C
A R P_1 P_2/p_2 *b*				*	—	T	Pourpre pivoine	729	C
A R p_1P_2 B		*		*	+	P^+	Mauve	633	NC
A R p_1P_2 *b*		*		*	—	P	Magenta	27/1	NC
A R p_1p_2 B		*			+	R^+	Rose de Perse	628/1	NC
A R p_1p_2 *b*		*			—	R	Pourpre Solferino	26/1	NC
A *r* P_1P_2/p_2 B						D^+ (1)	Cramoisi	22/1 ou 22/2	C
A *r* P_1P_2/p_2 *b*			**		—	D			
A *r* p_1P_2 B	**		**		+	S_F^+	Rose phlox	625/1	NC
A *r* p_1P_2 *b*	**		**		—	S_F	Carmin	21/1	NC
A *r* p_1p_2 B	**				+	S^+	Rose Rhodamine	527/1	NC
A *r* p_1 p_2 *b*	**				—	S	Rose carmin	621 et 621/1	NC
a R P_1P_2/p_2 B					+	TL^+	Très peu coloré		C
a R P_1P_2/p_2 *b*			*	*	—	TL	Violet dilué	36/3	C
a R p_1P_2 B					+	PL^+	Blanc pur		NC
a R p_1P_2 *b*			*	*	—	PL	Violet dilué	36/3	NC
a R p_1p_2 B					+	RL^+	Blanc pur		NC
a R p_1p_2 *b*	*		*		—	RL	Rose fuchsine	627/2 et 3	NC

(1) Les gènes sont indiqués par une seule lettre, pour simplifier les formules ; la dominance étant totale dans presque tous les cas, la lettre majuscule peut remplacer une formule hétérozygote. Les génotypes comportant *aa rr* n'ont pas encore été rencontrés, non plus que celui correspondant au phénotype D^+.

(2) On n'a indiqué ici que les anthocyanes quantitativement les plus importantes :
* : anthocyane acylée
** : anthocyane non acylée.

(3) Données quantitatives : + signifie beaucoup ; — signifie peu.

(4) Coloris et numéros sont ceux de l'« Horticultural colour chart » :
C = tube coloré ; NC = tube non coloré.

particulier au Pétunia ; il semble bien d'ailleurs que cette espèce présente d'assez nombreux cas de concentration, en des points particuliers des chromosomes, de loci multiples ou complexes. Un exemple intéressant est celui du groupe AR : il apparaît en effet que ces deux gènes sont étroitement liés (données non publiées) ; or, déjà R est en lui-même un « locus » complexe puisqu'il a trois fonctions biochi-

miques différentes ; l'ensemble AR, concentré en un point précis d'un chromosome, est donc, à lui seul, à la base de toute la synthèse des anthocyanes dans les fleurs de Pétunia.

Les puissants moyens d'investigation que nous apporte la mutagenèse, appliqués au Pétunia (CORNU, 1970), doivent nous permettre, en en dissociant les éléments, d'analyser avec précision le mode de fonctionnement de ce groupe AR et des autres gènes majeurs du Pétunia. Outre l'intérêt que ces travaux peuvent présenter pour la compréhension des mécanismes en jeu dans la synthèse des flavonoïdes chez les plantes supérieures, ils doivent, à notre sens, contribuer à faire du Pétunia, un matériel particulièrement favorable aux études de génétique biochimique chez un organisme diploïde complexe.

Reçu pour publication en février 1971.

SUMMARY

ANALYSIS OF THE ACTION OF MAJOR GENES INVOLVED IN THE FLORAL PIGMENTATION OF PETUNIA

The genetic and biochemical analysis of the flower pigmentation of *Petunia hybrida* brings out the importance of the role of six particular genes, as follows :

1° Gene A, which is necessary for the abundant synthesis of anthocyanins in the corolla.

2° Gene B, which is responsible for an increased production of flavonols in the flower, and which behaves as an antagonist of the former.

3° Gene R, which groups three important biochemical functions : methylation in 3′, glucosylation in 5 and acylation in 3, of the anthocyane molecule.

4° Gene P_1, responsible for the colouration of the floral tube and anthocyanin synthesis in the chlorophyl tissues. It has a hydroxylating function in position 5′ of the B ring of the anthocyanin molecule. It is also co-responsible for the anthocyanic pigmentation of the pollen.

5° Gene P_2 also has a hydroxylating function in 5′, but its action is limited to the corolla.

6° Gene W, which determines the white or blue colouration of the pollen.

Interactions between the genes and their consequential effect on the floral phenotype are also specified.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BIANCHI F., 1960. Genetisch-chemisch Bloemkleuronderzoeck bij Petunia. *Genen en Phaenen* **5**, 33-45.

BIRKOFER L., KAISER C., KOCH W., LANGE H. W., 1963. Nicht acylierte Anthocyane in Blüten von *Petunia hybrida*. *Z. Naturforsch.*, **18**, 367-370.

BRAGT J. VAN, 1962. Chemogenetical investigations of flower colour in Cyclamen. *Meded. Landbouwhogesch., Wageningen*, **62**, 1-43.

CORNU A., PAYNOT M., 1969. Hérédité et analyse chromatographique de la pigmentation anthocyanique des fleurs et bractées de *Salvia horminum* L. *Ann. Amélior. Plantes*, **19**, 5-13.

CORNU A., 1970. *Recherches sur l'induction et l'utilisation de mutations somatiques chez le* Petunia hybrida HORT. Thèse Faculté des Sci. de Dijon, C. N. R. S., n° 4667.

DODDS K. S., LONG D. H., 1955. The inheritance of colour in diploid potatoes. I. Type of anthocyanidins and their genetic loci. *J. Genet.*, **53**, 136-149.

FEENSTRA W. J., 1960. Biochemical aspects of seedcoat colour inheritance in *Phaseolus vulgaris* L. *Meded. Landbouwhogesch., Wageningen*, **60**, 1-53.

HARBORNE J. B., 1960. Plant polyphenols. I. Anthocyanin production in the cultivated potato. *Biochem. J.*, **74**, 262-269.

HARBORNE J. B., 1962. Chemicogenetical studies of flavonoid pigments. *In* : T. A. GEISSMAN. *The chemistry of flavonoid compounds*, p. 593-617. Pergamon Press, London.

HARBORNE J. B., 1967. *Comparative biochemistry of the flavonoids. Academic Press., London.*

HENDRYCHOVA-TOMKOVA J., 1964. Genetic analysis of colour mutants in *Salvia splendens*. *Preslia*, **36**, 217-225.

LAMPRECHT H., 1957. Eine neue Blütenfarbe von *Pisum* mit einer übersicht über bisher bekannte Blütenfarben und deren genische Bedingtheit. *Agric. Hort. Genet.*, **15**, 155-168.

MATHER K., EDWARDES P. M. J., 1943. Specific differences in Petunia. II. Flower colour and genetic isolation. *J. Genet.*, **45**, 243-260.

MEYER C., 1964. Die genetik des B. Ringes bei Petunia-Anthocyanen. *Z. Vererbungsl.*, **95**, 171-183.

MOSIG G., 1960. Zur Genetik von *Petunia hybrida*. II. Die Analyse von Genen der Anthoxanthin, und Anthocyanbildung in der Blüte. *Z. Vererbungsl.*, **91**, 164-181.

MÜLLER I., 1958. Cytogenetische Untersuchungen an Translokations-Heterozygoten von *Petunia hybrida*. *Z. Vererbungsl.*, **89**, 246-263.

MUSZYNSKI S., 1968. A survey of anthocyanins in Petunia. *Acta Soc. bot. Pol.*, **37**, 427-432.

NYBOM N., 1964. Thin layer chromatographic analysis of anthocyanidins. *Physiol. Plant.*, **17**, 157-164.

PARIS C. D., HANEY W. J., 1958. Genetic studies in Petunia. I. Nine genes for flower color. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **72**, 462-472.

SCOTT-MONCRIEFF R., 1936. A biochemical survey of some mendelian factors for flower *J.* colour. *Genet.*, **37**, 117-170.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (2), 117-123.

LA SÉLECTION DU *CHASSELAS* RAISIN DE CUVE

J. BISSON

Station d'Expérimentation viticole de Cours, I. N. R. A.
58 - Cosne-sur-Loire

RÉSUMÉ

L'étude des populations de *Chasselas* et une expérimentation systématique de clones isolés dans ce cultivar ont permis de détecter des formes d'une production intéressante et à raisins régulièrement plus sucrés et plus acides.

Mis en culture, les clones considérés seraient, semble-t-il, capables d'améliorer la qualité naturelle de certains vins de *Chasselas* souvent faibles et plats.

Mots clés : *amélioration de la qualité, sélection clonale, vigne, vinification.*

INTRODUCTION

Dans les vignobles français, le *Chasselas* est cultivé soit comme variété à raisin de table sur 20 000 hectares (Tarn-et-Garonne, Vaucluse, Gard, Hérault, Lot-et-Garonne, etc.), soit comme cépage de cuve sur près de 3 000 hectares (Haut-Rhin, Nièvre, Bas-Rhin, Haute-Savoie notamment).

En dehors des quelques vins ordinaires produits sporadiquement et des V. D. Q. S. *Vins de Savoie* (*Ripaille* en particulier), le *Chasselas*, raisin de cuve, fournit des vins assortis d'une appellation d'origine contrôlée :

1. En Alsace (souvent en coupage avec les produits d'autres cépages sous la dénomination *Zwicker*).
2. Dans la Nièvre, à *Pouilly-sur-Loire*.
3. En Haute-Savoie, sous le nom de *Crépy* à Douvaine, Loisin, Ballaison.

Dans les zones traditionnelles de culture, les vins de *Chasselas* conservent une certaine faveur, gardent leur place dans la hiérarchie des crus et trouvent toujours des débouchés. Il faut cependant convenir que, d'une manière générale, la vinification de ce cépage est en régression, les produits obtenus manquant souvent de caractère et de fraîcheur.

En tant que raisin de table, le *Chasselas* paraît, en France, maintenir ses positions. C'est un cépage-population très polymorphe, duquel il est sans doute possible de tirer des clones différents répondant à des objectifs culturaux ou technologiques précis (production, aspect de la grappe, résistance au transport, tenue à la conservation, etc.) (BISSON, 1956).

Les vignobles à raisin de cuve cultivent une population généralement peu différente de celle exploitée dans les zones à raisin de consommation. D'ailleurs, quelques régions viticoles vinifiant aujourd'hui ont aussi plus ou moins livré temporairement dans le passé pour la table (par exemple Pouilly-sur-Loire au XIX[e] siècle).

Le *Chasselas*, conventionnellement choisi (PULLIAT, 1888) comme cépage type, mûrissant en première époque, se caractérise par une faible acidité totale et un pH élevé du jus de ses baies et, malgré une teneur naturelle en sucres limitée, par un rapport sucres/acidité totale important. A maturité industrielle, pour les vignobles du Centre, le rapport pratique optimum moyen, qui n'a d'ailleurs qu'une valeur relative, peut être établi et comparé de la façon suivante :

Cépage	Sucres totaux (g/l)	Acidité totale H_2SO_4 (g/l)	Rapport sucres/acidité
Chasselas	180	4,66	38
Sauvignon	204	6,63	30
Gamay à jus blanc	185	6,66	27
Pinot noir	204	6,00	34

Il est facile de comprendre que, pour une bonne part, la neutralité du *Chasselas*, par ailleurs dénué d'arôme particulier marqué, est due à sa faible teneur en sucres réduisant la richesse alcoolique naturelle du vin fait et à son acidité totale basse.

En vue d'une amélioration technologique de la qualité des vins de *Chasselas* à appellation d'origine, il pouvait sembler que des types ou des clones à raisin plus sucré et, éventuellement plus acide, devaient être recherchés et multipliés.

En complément, la régularité de production serait également souhaitable, le cépage extériorisant fréquemment une certaine sensibilité au millerandage et à la coulure.

Une expérimentation conduite depuis 1960 a permis de mettre en évidence quelques clones paraissant répondre à certains des critères d'amélioration définis.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'essai établi selon la méthode des blocs avec quatre répétitions de cinq souches compare dix-sept clones de *Chasselas blanc* provenant de diverses régions (Sud-Ouest, Midi, Centre) et appartenant à plusieurs phénotypes antérieurement reconnus et décrits (BISSON, 1956). L'ensemble du dispositif expérimental est greffé sur un même clone sanitaire de *Riparia-Rupestris*, 3309 C et conduit de façon parfaitement homogène.

Au cours de huit vendanges (1962 à 1969), pour chacun des clones et chaque répétition les raisins ont été pesés et l'indice réfractométrique observé sur le moût obtenu après foulage de la totalité de la vendange. L'acidité de titration a été évaluée dans les mêmes conditions que le degré probable mais sur cinq années seulement (1962 et 1966 à 1969).

RÉSULTATS

1. — *Teneur en sucres. Degré probable*

L'analyse de variance effectuée sur l'ensemble des degrés alcooliques probables permet de mettre en évidence des différences hautement significatives entre les clones mais aussi entre les blocs, les années et dans l'interaction clones × années

Le critère de DUNCAN (RIVES, 1959) permet notamment de distinguer un groupe de quatre clones (124, 21, 123 et 118) qui ne sont pas significativement différents du point de vue du degré alcoolique mais sont significativement supérieurs à tous les autres.

L'ensemble des résultats et les principales significations sont regroupés dans le tableau 1.

TABLEAU 1

Moyennes générales des degrés alcooliques probables sur huit récoltes

Selon l'usage, les clones non significativement différents sont indiqués en chiffres italiques et réunis par un trait

Clones :	116	121	40	24	119	39	122	115	41	38	37	120	117	118	123	21	124
Degré alcoolique :	*9,04*	*9,29*	9,46	9,47	9,51	9,57	9,59	9,71	9,72	9,76	9,76	9,78	*9,88*	*10,07*	*10,22*	10,30	10,44

TABLEAU 2

Moyennes générales des acidités totales sur cinq récoltes

Clones :	117	116	38	37	115	118	21	119	120	40	39	122	121	123	124	24	41
Acidités :	*3,74*	*3,96*	4,06	4,06	4,10	4,18	4,23	4,29	4,37	4,48	4,51	*4,55*	*4,60*	*4,60*	*4,70*	*4,78*	*4,80*

La supériorité du 124 atteint 1,4° sur le plus faible des clones (9,04°). Les appellations contrôlées *Pouilly-sur-Loire* et *Crépy*, par exemple, sont accordées aux vins présentant un minimum naturel de 9 degrés d'alcool.

La droite de régression qualité sur quantité (fig. 1), bien que le test ne soit pas significatif, fait ressortir l'intérêt des clones 124, 123 et 118 qui fournissent à la fois un bon rendement et une qualité élevée.

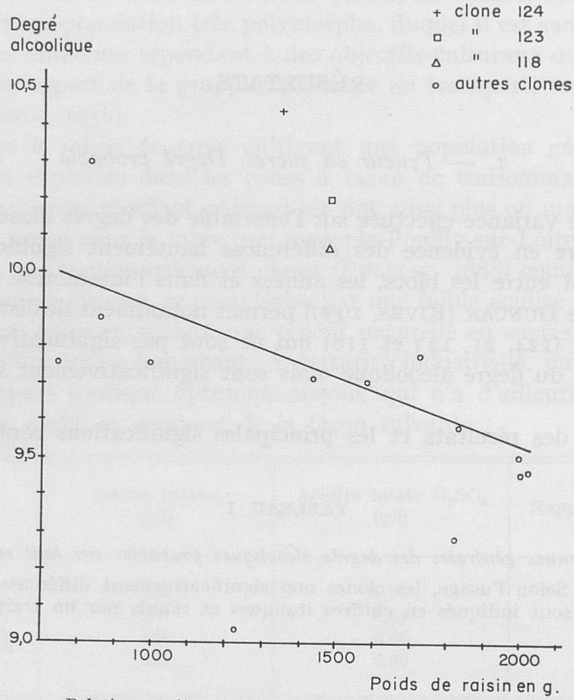


FIG. 1. — *Relation qualité-production pour la moyenne de huit récoltes*

2. — *Acidité des moûts*

L'analyse de variance fait encore apparaître ici des différences hautement significatives entre les clones et toujours aussi entre les blocs, les années et dans l'interaction clones × années. Certains de ces clones sont mis en évidence parmi lesquels se retrouvent, d'une part, les plus productifs, ce qui est normal, et, d'autre part, les clones 123 et 124 déjà les plus sucrés (tabl. 2).

Par rapport à la droite de régression acidité-degré, la position de ces derniers clones est remarquable (fig. 2).

Dans ce cas, comme dans le précédent qualité-quantité, les résultats de l'analyse de régression ne sont pas significatifs.

3. — *Production*

Les clones caractérisés à la fois par leur richesse en sucre et leur acidité élevée n'apparaissent pas parmi les plus productifs de l'essai. La moyenne de rendement par pied de l'ensemble des clones sur huit ans se situe néanmoins à un niveau élevé (1 478 g), ces clones constituant une excellente sélection positive. Le témoin est fourni par une vigne de sélection massale, d'âge identique, greffée sur le même clone de 3 309 C, située dans le même milieu et conduite de façon absolument comparable.

Le clone 123 a produit une moyenne de 1 463 g par pied et le clone 124, 1 333 g. Ces chiffres rapportés théoriquement à l'hectare dans les conditions du Centre de

la France (6 400 pieds) donneraient, sur huit années, les productions moyennes annuelles suivantes :

— Clone 123	: 9 369 kg de raisin capables de fournir	72 hl de vin	
— Clone 124	: 8 531 kg — — —	65 hl —	
Moyenne des clones	: 9 459 kg — — —	73 hl —	
Sélection massale	: 6 534 kg — — —	42 hl —	

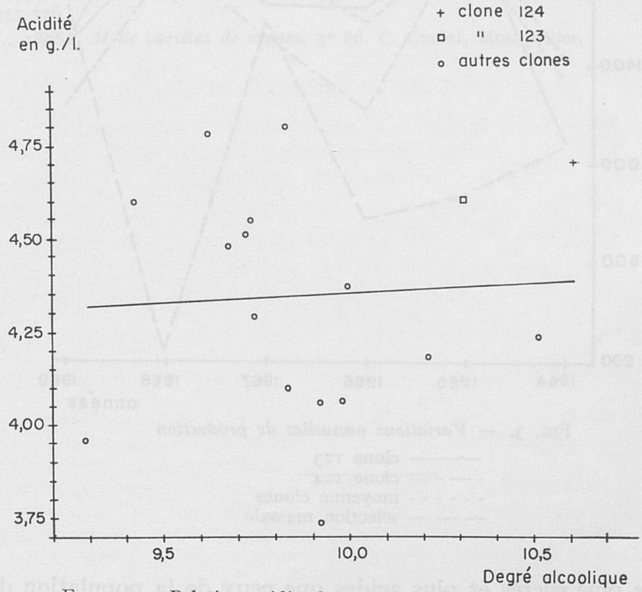


FIG. 2. — *Relation acidité-degré pour la moyenne de cinq récoltes*

Il apparaît que les clones 123 et 124 ont fourni des rendements très satisfaisants et ceci d'autant plus que le maximum annuel retenu pour les deux appellations contrôlées *Pouilly-sur-Loire* et *Crépy* est fixé à 45 hl par hectare.

Les clones de *Chasselas blanc* 123 et 124 appartiennent au type VI de la vallée de la Garonne (BISSON, 1956) qui se caractérise essentiellement par la profonde découpure de ses feuilles. La grappe conique, simple mais bien épaulée, n'apparaît pas totalement exempte de coulure ou de millerandage certaines années. Cependant, les clones 123 et 124 n'extériorisent pas les grands écarts annuels de rendement qui sont la règle dans les vignobles à *Chasselas de cuve* (fig. 3).

Toutes les précautions d'ordre sanitaire prévues par la réglementation en vigueur ont été prises ou seront poursuivies à la Station de Pathologie I. N. R. A. de Colmar. Jusqu'ici, rien d'anormal n'a été signalé sur les clones intéressants en ce qui concerne les virus du court-noué, de l'enroulement et de la marbrure.

CONCLUSIONS

Sans que les résultats des travaux présentés ici puissent être considérés comme définitifs, certains objectifs assignés à l'amélioration du *Chasselas*, raisin de cuve, paraissent avoir été atteints. En fait, il a été possible d'isoler des clones dont les rai-

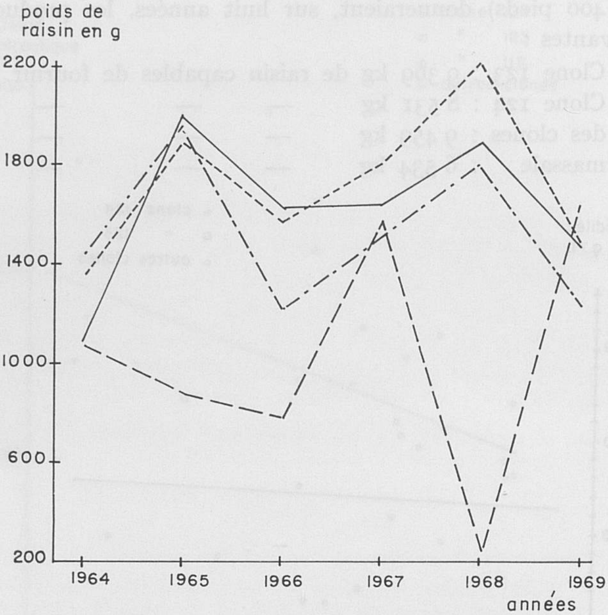


FIG. 3. — *Variations annuelles de production*

——— clone 123
-·—·- clone 124
- - - - - - moyenne clones
— — — sélection massale

sins sont à la fois plus sucrés et plus acides que ceux de la population du Centre. Dans le cas d'un cépage aussi polymorphe que le *Chasselas*, l'analyse de la variation morphologique d'un cultivar de vigne (LEVADOUX, 1951) s'est révélée précieuse. Il apparaît possible que cette variation puisse être liée à des aptitudes physiologiques spécifiques directement utilisables sur le plan technologique.

Reçu pour publication en décembre 1970.

SUMMARY

SELECTION OF *CHASSELAS* AS A WINE GRAPE

A study on populations of *Chasselas*, and a systematic experimentation of isolated clones in this cultivar led to detect productive forms of *Chasselas* with regularly sweeter and more acid grapes.

When cultivated, these clones seem to be able to improve the natural quality of certain *Chasselas* wines which are often weak and flat.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BISSON J., 1956. Étude ampélographique des populations de *Chasselas* du Tarn-et-Garonne. *Progr. agric. et vitic.*, **145**, 85-95.

LEVADOUX L., 1951. *La sélection et l'hybridation chez la vigne*, 15-77. Impr. Ch. Déhan, Montpellier.

RIVES M., 1959. Sur la comparaison des moyennes dans les essais variétaux. *Ann. Amélior. Plantes* **8**, n° 3, 357-376.

PULLIAT V., 1888. *Mille variétés de vignes*, 3e éd. C. Coulet, Montpellier.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (2), 125-139.

ACTION D'UN TRAITEMENT THERMIQUE SUR LA DORMANCE DES ASTILBES

P. LEMATTRE

avec la collaboration technique de S. MOTHY

Laboratoire de Recherches de la Chaire de Cultures florales,
École nationale supérieure d'Horticulture, I. N. R. A.
78 - Versailles

RÉSUMÉ

Les possibilités de forçage hivernal des astilbes sont limitées par leur forte dormance autonome.

Plusieurs procédés, chimiques et physiques, sont utilisables pour lever cette dormance. L'action d'un traitement thermique sur les rhizomes des deux cultivars d'Astilbe *Europa* et *Fanal*, est étudiée systématiquement.

Le stade de développement des plantes au moment du traitement est d'abord vérifié par observation microscopique de coupes de bourgeons. Puis, le traitement thermique est appliqué avant la mise en culture par trempage des rhizomes dans de l'eau à 43°, pendant des temps variables, et à des dates échelonnées entre les mois de septembre et mars.

Les réductions de la durée du forçage les plus intéressantes sont obtenues avec un traitement de deux heures appliqué entre les mois d'octobre et janvier.

Les variations observées lors de traitements très précoces semblent refléter des changements dans l'intensité de la dormance que des prochains travaux devraient permettre de préciser.

Mots clés : *Astilbe, forçage, traitement thermique.*

INTRODUCTION

Les astilbes sont des plantes herbacées vivaces à souche rhizomateuse, ramifiée et légèrement tubérisée. Ces plantes se développent très facilement sous nos climats, en situation fraîche et ombragée. Leur cycle végétatif ne présente pas de particularité remarquable : entrée en végétation au printemps, développement des feuilles puis des hampes florales dans le courant du mois de juin. La végétation s'arrête complètement en octobre, seule la partie souterraine subsiste en hiver.

Arrachées dans le courant de l'hiver et mises en pot, ces plantes se prêtent facilement à une culture hâtée sous serre, et fleurissent alors au début du printemps.

Leur forçage précoce, dans les mêmes conditions, est limité par une dormance autonome. Cette dormance, levée naturellement par le froid, peut être également levée par plusieurs procédés chimiques et physiques permettant d'obtenir une floraison plus précoce.

Dès 1928, STANTON et DENNY essayant de lever la dormance de plantes appartenant à des familles très diverses, obtiennent sur Astilbe des résultats intéressants par action des vapeurs de dichloréthane.

Quelques années plus tard, LATTA et DOUCETTE (1932) soumettent, avant conservation hivernale, les souches d'Astilbes à l'action de la vapeur d'eau pour détruire les larves d'un coléoptère parasite, *Otiorrhynchus sulcatus*, et constatent accessoirement que ce traitement thermique lève la dormance des plantes.

Des essais plus précis réalisés en 1932, par ces mêmes auteurs, avec le c. v. *Gloria*, montrent que les plantes traitées par la vapeur d'eau à 44,4°C (110° F) au début de décembre et mises en végétation un mois plus tard, fleurissent plus vite que les témoins. La floraison la plus rapide, en 73 jours, est obtenue avec un traitement de deux heures, alors que les témoins demandent 120 jours pour fleurir. Cette expérience ne permet d'étudier que l'action complémentaire d'un traitement thermique artificiel et des basses températures supportées par les plantes au cours de leur conservation hivernale. Il n'y a, dans ce cas, que levée de dormance partielle par la vapeur d'eau.

En 1961 ces expériences sont reprises à la Chaire de Cultures florales de l'E.N.S.H. (BOSSARD, LEMATTRE, 1966), elles portent sur l'étude de la réponse des c. v. *Europa*, *Köln* et *Fanal* à un traitement thermique de 2 h à 43°, réalisé à des dates échelonnées entre le 27 novembre et le 28 février. Pour étudier d'une façon plus précise l'action de la chaleur sur la levée de dormance des astilbes, deux modifications importantes sont apportées au protocole expérimental :

1° Le traitement thermique est effectué directement avant la mise en végétation, sans hivernage intermédiaire.

2° Les plantes sont trempées dans l'eau chaude au lieu de subir simplement l'action de la vapeur d'eau.

Les résultats de ces travaux préliminaires permettent d'établir que la différence entre la durée du forçage des plantes traitées et des plantes témoins est d'autant plus grande que le traitement est plus précoce. De plus, le nombre de fleurs des plantes traitées semble supérieur à celui des témoins.

Il a paru intéressant de poursuivre et de compléter ces essais dans deux directions particulières :

— préciser les variations et les limites de ces premiers résultats en fonction de la date d'application du traitement thermique ;

— déterminer la durée optimale du traitement.

Dans ce but trois nouvelles séries d'essais ont été réalisées de 1965 à 1968.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — *Choix des cultivars*

Un travail préalable (LEMATTRE, 1969) portant sur la plupart des cultivars d'*Astilbe* commercialisés dans les pépinières françaises, nous a permis de vérifier les réactions des deux groupes principaux d'hybrides : *Astilbe* × *japonica* et *Astilbe* × *arendsii*.

Un cultivar caractéristique de chacun de ces deux groupes d'hybrides a été choisi pour être soumis au traitement : *Europa* parmi les *A.* × *japonica*, et *Fanal* parmi les *A.* × *arendsii*. Ces deux cultivars présentent les caractéristiques suivantes :

— *Europa* : trapu, très florifère et très précoce.
— *Fanal* : également très florifère, mais à hampes florales mieux dégagées du feuillage, le plus précoce des *A.* × *arendsii*, mais cependant moins que ne l'est *Europa*.

2. — *Vérification du stade d'évolution des bourgeons*

Au cours de la saison 1965-1966, nous avons vérifié le stade de développement des bourgeons au moment de les soumettre au forçage. Pour ce faire, les bourgeons sont prélevés sur quelques plantes au moment de la mise en place de chaque série, puis coupés au microtome soit après inclusion en paraffine soit directement après congélation. L'examen histologique est effectué par observation microscopique de ces coupes après coloration au bleu de méthylène, rouge de ruthénium.

Cette coloration anatomique utilisée pour une observation globale des ébauches florales ne permet pas de discerner les transformations cytologiques indiquant la reprise d'activité de la zone apicale axiale. Des travaux ultérieurs devraient permettre de préciser ce stade important.

3. — *Traitement*

Au cours des trois années, les dates de traitement ont varié entre le 24 septembre pour la plus précoce, et le 2 mars pour la plus tardive. Cultivées normalement en pleine terre, les plantes sont arrachées 24 h avant la mise en place de chaque série, et conservées en cave pendant ce laps de temps. Elles restent donc soumises aux conditions climatiques naturelles jusqu'au moment du traitement. Le traitement thermique est appliqué comme dans les précédents essais par immersion des souches dans l'eau à 43°, pendant 1 heure, 2 heures ou 3 heures. Le temps n'est compté qu'à partir du moment où l'équilibre thermique, entre l'eau et les plantes, est réalisé. On considère que cet équilibre est atteint lorsque la température de l'eau est de nouveau 43°.

Les plantes traitées sont mises en pot directement après trempage et en même temps que les témoins, dans un mélange terreux comportant en proportion égale : terre de jardin, terreau de feuilles et tourbe ; puis conservées en serre jusqu'à complet épanouissement des fleurs.

Les dates et les durées de traitement sucessivement choisies sont indiquées dans le tableau 1.

TABLEAU I

Tableau donnant la répartition des dates et des durées de traitement, ainsi que le nombre de plantes de chacune des séries, au cours des trois années d'expérimentation

Années	Date	Durée	Nombre de plantes par série
1965-1966	24- 9-65	2 h et 3 h	10
	22-10-65	—	—
	23-11-65	—	—
	22-12-65	—	—
1966-1967	21-10-66	2 h	15
	27-11-66	—	—
	20-12-66	—	—
	20- 1-67	—	—
	2- 3-67	—	—
1967-1968	8-12-67	1 h, 2 h et 3 h	17
	19- 1-68	—	—

RÉSULTATS

1. — *Stade d'évolution des bourgeons*

L'examen des coupes montre que seuls les bourgeons ayant au moins 1 centimètre de diamètre possèdent des ébauches florales. Dans les conditions de cette observation, il ne paraît pas possible de préciser, au-delà de cette limite, le rapport entre la taille des bourgeons et le seuil de maturité de floraison.

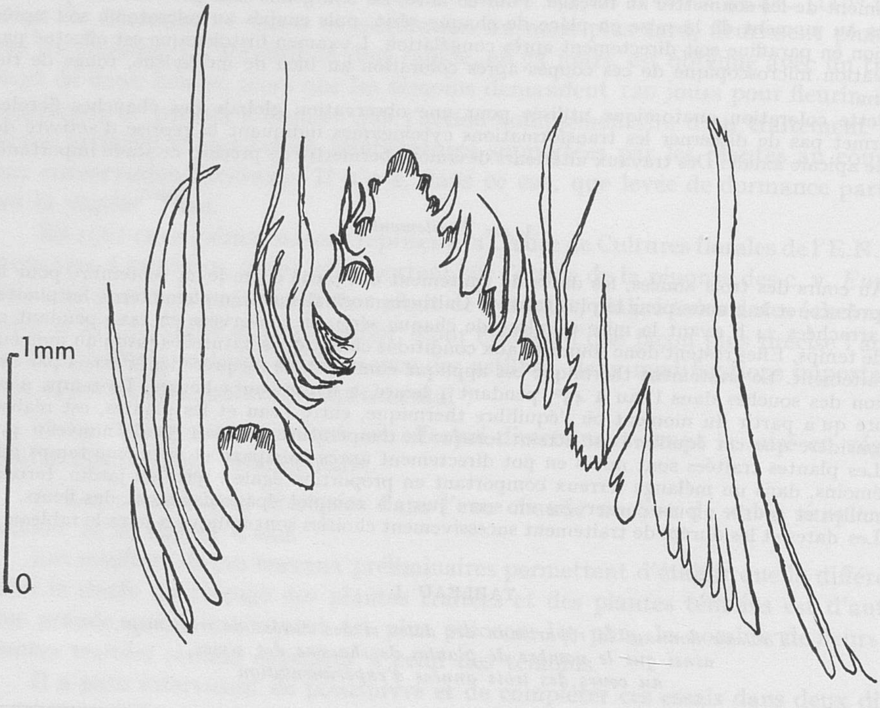


FIG. 1. — *Coupe au microtome à congélation de bourgeon d'Astilbe, prélevé le 24 septembre 1965*

Par contre, nous avons pu suivre aisément la différenciation des ébauches florales et leur évolution entre septembre et décembre, époque à partir de laquelle les primordiums floraux sont nettement différenciés (fig. 1, 2 et 3).

La figure 1, représentant une coupe de bourgeons prélevé le 24-9-65, montre un début de formation de l'inflorescence.

Les figures 2 et 3, montrent des coupes de bourgeons prélevés respectivement un et deux mois plus tard. On peut y observer un allongement de la hampe florale et une différenciation de plus en plus nette des ramifications et des primordiums floraux.

A partir du stade observé sur la figure 3, les ébauches florales ne subissent pratiquement plus d'évolution, à moins que la dormance et les diverses inhibitions ne soient levées.

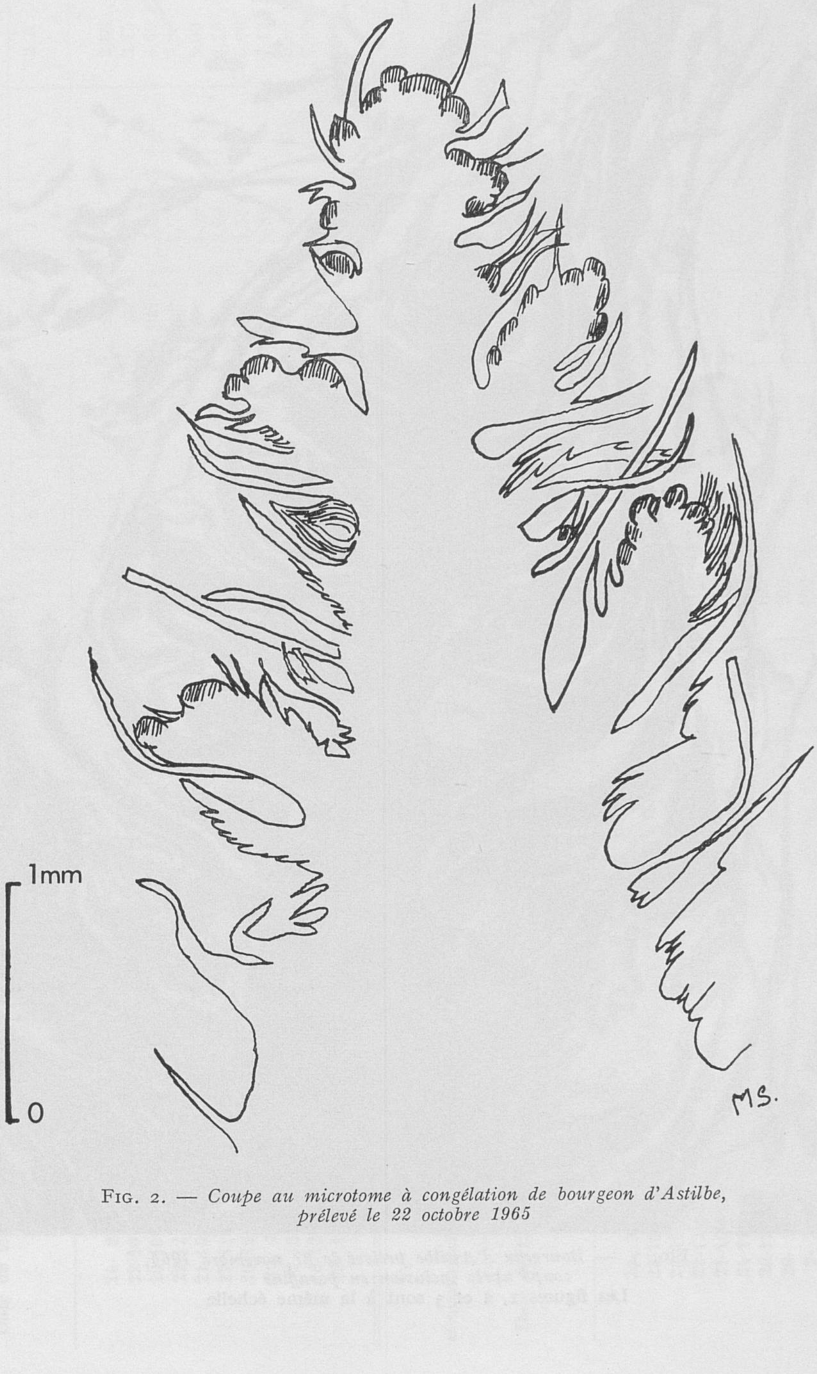


FIG. 2. — *Coupe au microtome à congélation de bourgeon d'Astilbe, prélevé le 22 octobre 1965*



FIG. 3. — *Bourgeon d'Astilbe prélevé le 27 novembre 1965, coupé après inclusion en paraffine*
Les figures 1, 2 et 3 sont à la même échelle

TABLEAU 2 — *Europa*

Date de traitement	Température	Durée moyenne du forçage (en jours)				Pourcentage de plantes ayant fleuri				Nombre moyen de hampes florales par plante ayant fleuri			
		T	1 h	2 h	3 h	T	1 h	2 h	3 h	T	1 h	2 h	3 h
24- 9-65	19,25	83,8	—	64,1	61,9	60	—	90	90	1,66	—	2,66	1,88
22-10-65	19,30	64,2	—	51,5	50,6	100	—	90	60	3,70	—	3,75	3,40
20-10-65	18,95	69,8	—	48,8	51,1	100	—	100	100	7,90	—	6,60	6,40
22-12-65	18,90	65,6	—	57,8	54,6	100	—	100	100	7,70	—	7,90	9,50
21-10-66	20,55	59,1	—	48,9	—	39	—	92	—	1,40	—	5,00	—
27-11-66	19,35	77,8	—	53,2	—	100	—	100	—	3,40	—	5,20	—
20-12-66	19,20	67,7	—	54,3	—	100	—	100	—	5,56	—	5,66	—
20- 1-67	19,40	54,5	—	48,3	—	100	—	100	—	5,92	—	7,13	—
2- 3-67	20,60	44,2	—	45,5	—	100	—	100	—	6,26	—	5,80	—
8-12-67	17,00	80,3	61,0	58,4	60,0	88	88	82	82	6,00	6,64	7,92	7,00
19- 1-68	19,25	58,7	53,3	49,3	50,0	94	82	88	77	2,87	4,00	4,53	3,92

TABLEAU 3 — *Fanal*

Date de traitement	Température	Durée moyenne du forçage (en jours)				Pourcentage de plantes ayant fleuri				Nombre moyen de hampes florales par plante ayant fleuri			
		T	1 h	2 h	3 h	T	1 h	2 h	3 h	T	1 h	2 h	3 h
25- 9-65	19,30	99,7	—	67,8	66,9	20	—	100	100	1,5	—	4,2	2,3
22-10-65	19,30	76,3	—	58,9	60,2	60	—	80	70	1,8	—	6,4	4,3
23-11-65	19,10	91,2	—	68,8	61,9	100	—	100	100	7,3	—	12,4	11,6
22-12-65	19,25	85,0	—	66,0	65,0	100	—	100	100	11,9	—	14,4	15,3
21-10-66	20,45	76,3	—	57,7	—	20	—	100	—	1,3	—	7,6	—
24-11-66	19,40	99,0	—	64,9	—	100	—	100	—	3,4	—	5,8	—
20-12-66	19,25	85,6	—	64,8	—	100	—	100	—	3,5	—	5,6	—
20- 1-67	19,55	70,2	—	55,9	—	100	—	100	—	4,9	—	6,4	—
2- 3-67	20,65	56,0	—	55,7	—	100	—	100	—	4,8	—	5,0	—
1 -12-67	16,90	93,4	69,9	62,8	59,6	94	100	100	100	6,93	10,9	10,7	7,1
18- 1-68	19,75	73,8	70,9	60,8	63,4	94	88	88	100	11,2	8,4	8,7	7,7

Les tableaux 2 et 3 indiquent pour chacun des cultivars étudiés les données expérimentales et les résultats obtenus pour chaque série des plantes

2. — *Efficacité du traitement*

L'efficacité du traitement est mesurée par son action sur la floribondité des plantes et sur le temps d'épanouissement des hampes florales. Les résultats obtenus sont consignés dans les différents tableaux et figures.

Les tableaux, 2 pour *Europa* et 3 pour *Fanal*, indiquent :

- les données expérimentales :

— date du traitement,

— température moyenne de la serre pendant la durée de l'expérience ;

- les résultats pour chaque série de plantes témoins et traitées 1 h, 2 h et 3 h comprenant :

— la durée moyenne du forçage, c'est-à-dire, la moyenne arithmétique du



FIG. 4. — *Traitement réalisé le 20 octobre, les plantes traitées fleurissent irrégulièrement, alors que les témoins ne fleurissent pas, ou peu, et avec beaucoup de retard*



FIG. 5. — *Traitement réalisé le 27 novembre, la différence dans la rapidité et l'importance de la floraison des plantes traitées et témoins est encore très sensible*

nombre de jours mesuré, pour chaque hampe florale, depuis le début du forçage jusqu'à l'épanouissement de chacune d'elle,

— le nombre de plantes ayant fleuri,

— le nombre moyen de hampes florales par sujet fleuri.



FIG. 6. — *Traitement effectué le 20 décembre, la floraison des témoins est presque aussi abondante que celle des traitées, mais il existe encore un décalage dans la rapidité d'épanouissement*



FIG. 7. — *Traitement effectué le 2 mars, les plantes traitées semblent avoir souffert de ce traitement tardif, et sont moins développées que les témoins*

FIG. 4, 5, 6 et 7. — *Ces figures montrent l'effet d'un traitement thermique de deux heures, appliqué à des souches d'Astilbe* Europa, *à des dates de plus en plus tardives*

(Plantes traitées à gauche, témoins à droite)

Les figures 8 et 9 reprennent les plus importants des résultats précédents, ils expriment les variations de la durée moyenne du forçage, en fonction de la date d'application et de la durée du traitement.

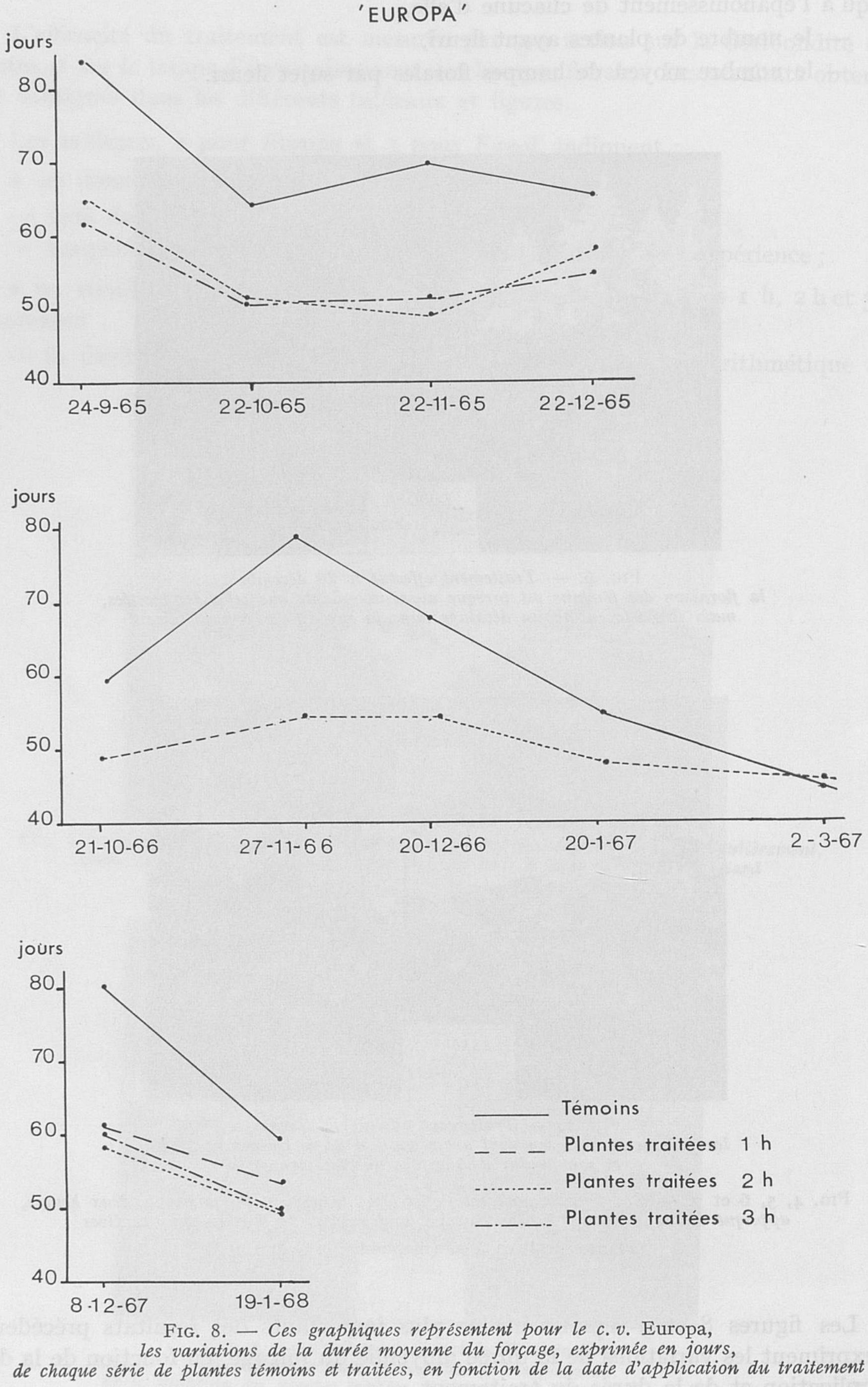


FIG. 8. — *Ces graphiques représentent pour le c. v.* Europa, *les variations de la durée moyenne du forçage, exprimée en jours, de chaque série de plantes témoins et traitées, en fonction de la date d'application du traitement*

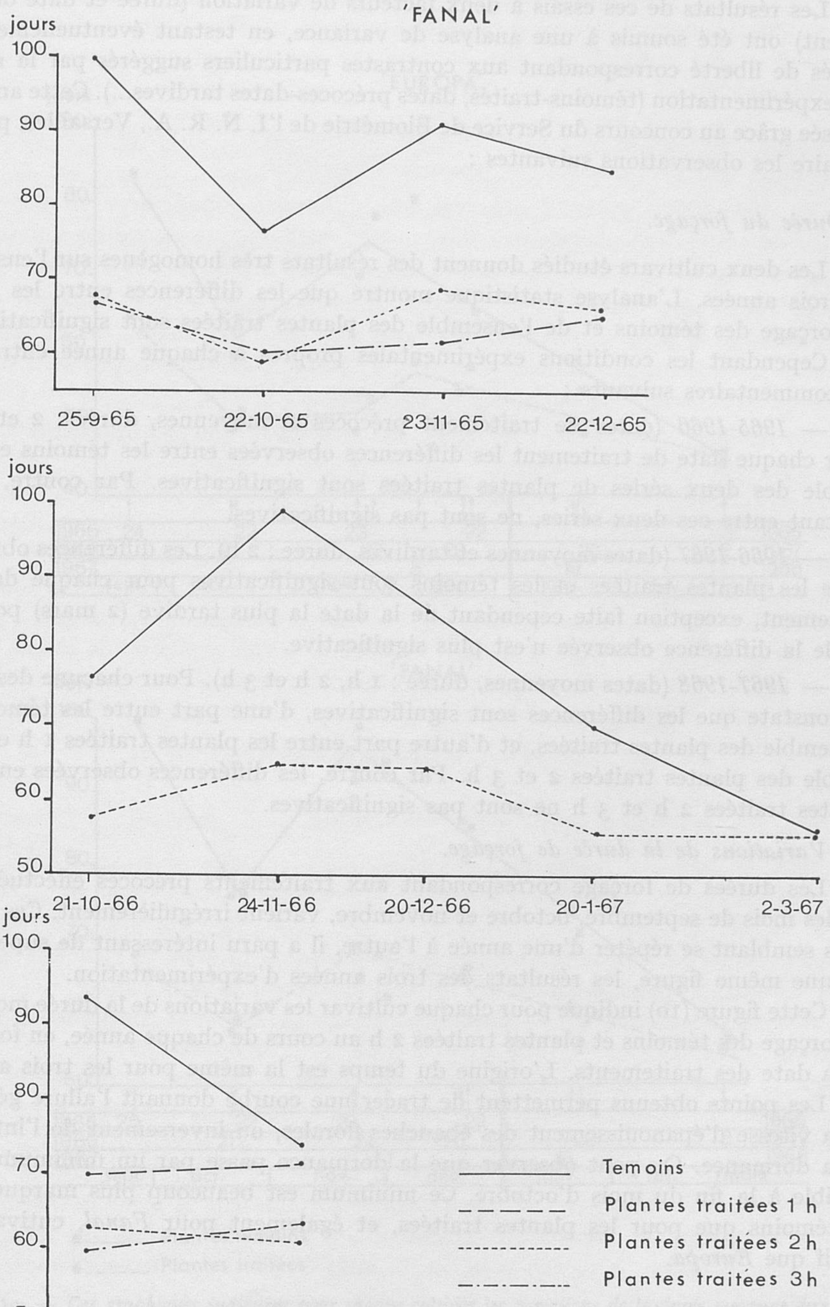


FIG. 9. — *Ces graphiques représentent pour le c. v.* Fanal, *les variations de la durée moyenne du forçage, exprimée en jours, de chaque série de plantes témoins et traitées, en fonction de la date d'application du traitement*

Les résultats de ces essais à deux facteurs de variation (durée et date de traitement) ont été soumis à une analyse de variance, en testant éventuellement les degrés de liberté correspondant aux contrastes particuliers suggérés par la nature de l'expérimentation (témoins-traités, dates précoces-dates tardives...). Cette analyse, réalisée grâce au concours du Service de Biométrie de l'I. N. R. A., Versailles, permet de faire les observations suivantes :

a) *Durée du forçage.*

Les deux cultivars étudiés donnent des résultats très homogènes sur l'ensemble de trois années. L'analyse statistique montre que les différences entre les temps de forçage des témoins et de l'ensemble des plantes traitées sont significatives.

Cependant les conditions expérimentales propres à chaque année entraînent les commentaires suivants :

— *1965-1966* (dates de traitement précoces et moyennes, durée : 2 et 3 h). Pour chaque date de traitement les différences observées entre les témoins et l'ensemble des deux séries de plantes traitées sont significatives. Par contre, celles existant entre ces deux séries, ne sont pas significatives.

— *1966-1967* (dates moyennes et tardives, durée : 2 h). Les différences obtenues entre les plantes traitées et les témoins sont significatives pour chaque date de traitement, exception faite cependant de la date la plus tardive (2 mars) pour laquelle la différence observée n'est plus significative.

— *1967-1968* (dates moyennes, durée : 1 h, 2 h et 3 h). Pour chacune des dates on constate que les différences sont significatives, d'une part entre les témoins et l'ensemble des plantes traitées, et d'autre part entre les plantes traitées 1 h et l'ensemble des plantes traitées 2 et 3 h. Par contre, les différences observées entre les plantes traitées 2 h et 3 h ne sont pas significatives.

Variations de la durée de forçage.

Les durées de forçage correspondant aux traitements précoces effectués à la fin des mois de septembre, octobre et novembre, varient irrégulièrement. Ces variations semblant se répéter d'une année à l'autre, il a paru intéressant de superposer sur une même figure, les résultats des trois années d'expérimentation.

Cette figure (10) indique pour chaque cultivar les variations de la durée moyenne du forçage des témoins et plantes traitées 2 h au cours de chaque année, en fonction de la date des traitements. L'origine du temps est la même pour les trois années.

Les points obtenus permettent de tracer une courbe donnant l'allure générale de la vitesse d'épanouissement des ébauches florales, ou inversement de l'intensité de la dormance. On peut observer que la dormance passe par un minimum assez sensible à la fin du mois d'octobre. Ce minimum est beaucoup plus marqué pour les témoins que pour les plantes traitées, et également pour *Fanal*, cutivar plus tardif que *Europa*.

b) *Nombre de plantes ayant fleuri.*

Les résultats des traitements précoces effectués en septembre-octobre, sur des plantes dont les ébauches florales sont peu ou pas différenciées se traduisent par un pourcentage important de plantes non fleuries et même non entrées en végétation.

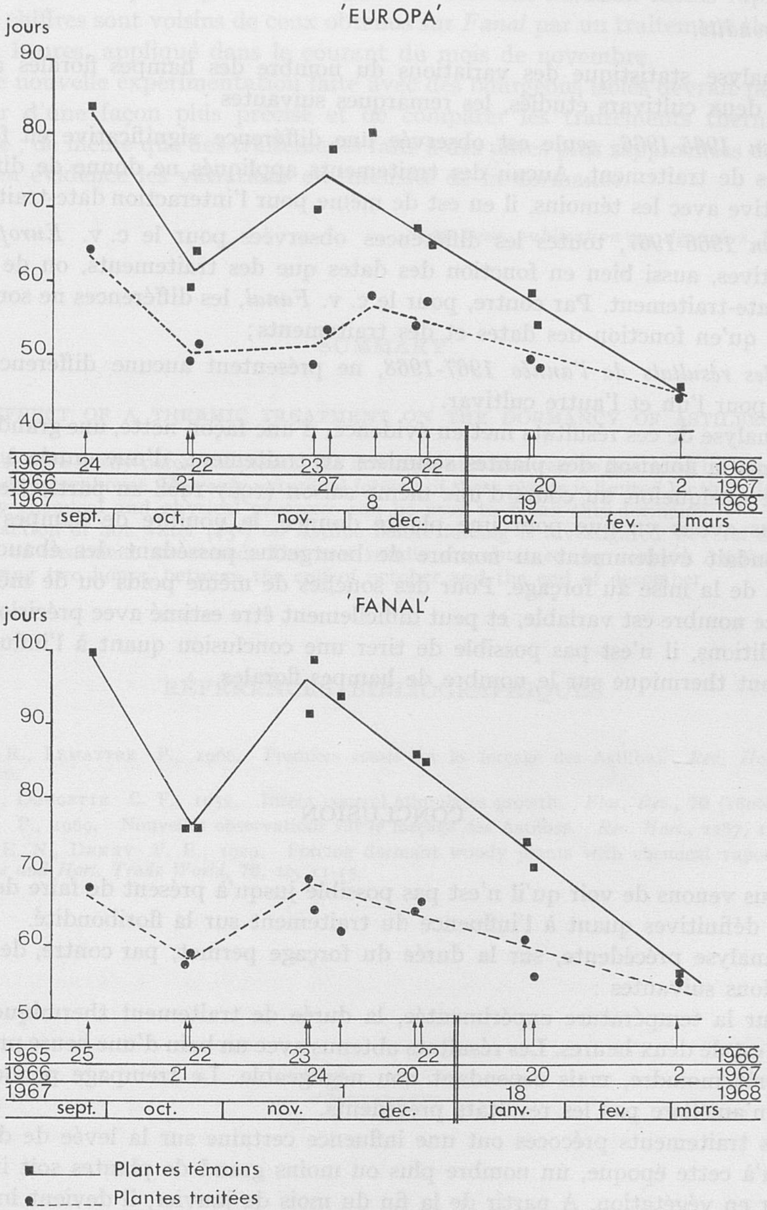


FIG. 10. — *Ces graphiques indiquent pour chaque cultivar les variations de la durée moyenne du forçage, exprimée en jours, des deux séries de plantes communes aux trois années d'expérimentation* (témoins et plantes traitées 2 h) *en fonction de la date des traitements, l'origine des temps étant la même pour les trois années*

Sur des séries relativement tardives, en 1967-68, les baisses de pourcentage des plantes fleuries, peuvent être en partie imputées à un état sanitaire défectueux.

c) *Floribondité.*

L'analyse statistique des variations du nombre des hampes florales appelle, pour les deux cultivars étudiés, les remarques suivantes :

— *en 1965-1966,* seule est observée une différence significative en fonction des dates de traitement. Aucun des traitements appliqués ne donne de différence significative avec les témoins, il en est de même pour l'interaction date-traitement;

— *en 1966-1967,* toutes les différences observées pour le c. v. *Europa* sont significatives, aussi bien en fonction des dates que des traitements, ou de l'interaction date-traitement. Par contre, pour le c. v. *Fanal,* les différences ne sont significatives qu'en fonction des dates et des traitements;

— *les résultats de l'année 1967-1968,* ne présentent aucune différence significative pour l'un et l'autre cultivar.

L'analyse de ces résultats met en évidence, d'une façon nette, une grande variabilité dans la floraison des plantes soumises au traitement, d'une année à l'autre, et même quelquefois au cours d'une même saison (1967-1968 en particulier).

Nous avons vu que pour une plante donnée, le nombre de hampes florales correspondait évidemment au nombre de bourgeons possédant des ébauches, au moment de la mise au forçage. Pour des souches de même poids ou de même diamètre, ce nombre est variable, et peut difficilement être estimé avec précision. Dans ces conditions, il n'est pas possible de tirer une conclusion quant à l'influence du traitement thermique sur le nombre de hampes florales.

CONCLUSION

Nous venons de voir qu'il n'est pas possible jusqu'à présent de faire des observations définitives quant à l'influence du traitement sur la floribondité.

L'analyse précédente, sur la durée du forçage permet, par contre, de tirer les conclusions suivantes :

Pour la température expérimentée, la durée de traitement thermique la plus efficace est de deux heures. Les résultats obtenus avec un bain d'une heure présentent un intérêt moindre, mais cependant non négligeable. Le trempage pendant trois heures n'améliore pas les résultats précédents.

Les traitements précoces ont une influence certaine sur la levée de dormance bien qu'à cette époque, un nombre plus ou moins grand de plantes soit incapable d'entrer en végétation. A partir de la fin du mois de janvier, il devient impossible de différencier les témoins des traitées.

Ces résultats paraissent en partie comparables à ceux obtenus par Stanton et Denny. Sur Astilbe ces auteurs ont obtenus les meilleurs résultats pour une seule date de traitement (12 novembre) et sur un cultivar non précisé, par action pendant 48 h de vapeur dichloréthane, utilisé à la dose de 1 ml de produit liquide pour un

volume d'air de 10 litres. Ce traitement a permis de faire fleurir les plantes traitées en 60 jours, alors qu'il a fallu attendre 100 jours pour les témoins. Les autres doses expérimentées ont provoqué soit des brûlures soit une floraison moins rapide.

Ces chiffres sont voisins de ceux obtenus sur *Fanal* par un traitement thermique de deux heures, appliqué dans le courant du mois de novembre.

Une nouvelle expérimentation faite avec des bourgeons isolés devrait permettre d'étudier d'une façon plus précise et de comparer les traitements thermique et chimique ; de même que des traitements faits à des dates plus rapprochées devraient mettre en évidence les variations en intensité de la dormance.

Reçu pour publication en décembre 1970.

SUMMARY

EFFECT OF A THERMIC TREATMENT ON THE DORMANCY OF ASTILBES

Astilbes are hardy perennial plants, the flowering of which can be hastened by winter cultivation under greenhouse. However autumnal forcing of these plants is limited by their dormancy.

Many chemical and physical processes can be used to break this dormancy.

The action of hot water (43°) on Astilbe before forcing is investigated. Several dates and durations of treatment are tested. The best results are obtained, by soaking Astilbes in hot water during two hours, between the end of october and the end of december.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOSSARD R., LEMATTRE P., 1966. Premiers essais sur le forçage des Astilbes. *Rev. Hort.*, 2272, 1116-1126.

LATTA R., DOUCETTE C. F., 1932. Insect control stimulates growth. *Flor. Rev.*, **70** (1806), 11-13.

LEMATTRE P., 1969. Nouvelles observations sur le forçage des Astilbes. *Rev. Hort.*, 2287, 1631-1635.

STANTON E. N., DENNY F. E., 1929. Forcing dormant woody plants with chemical vapors. *Flor. Exchange and Hort. Trade World*, **70**, 10, 11-15.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (2), 141-168.

NOUVELLE CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'ÉVOLUTION DE LA VIGUEUR DES VARIÉTÉS SYNTHÉTIQUES TÉTRAPLOÏDES DANS LE CAS DE PANMIXIE

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I.N.R.A.
86 - Lusignan

RÉSUMÉ

Dans cet article, nous présentons une méthode générale d'étude de la structure génotypique en probabilité d'une variété synthétique tétraploïde multipliée en panmixie L'influence sur la vigueur du nombre de parents et de leur structure est alors précisée par l'étude numérique de la structure génotypique de différentes variétés synthétiques, en fixant les conditions de départ. L'utilisation des résultats est discutée.

Mots clés : *autotétraploïdie, hétérosis, identité gamétique, panmixie, variétés synthétiques*.

INTRODUCTION

En amélioration des plantes ou des animaux, une méthode de sélection pour un caractère quantitatif est une combinaison d'opérateurs de transformation, sélection et systèmes de reproduction, destinée à rendre maximum et à utiliser au maximum la variabilité génétique. Pour établir une méthode rationnelle de création variétale, il importe donc de connaître, pour un caractère quantitatif donné, l'influence des systèmes de reproduction sur la structure génotypique d'un ensemble d'individus, sur leur moyenne et sur leur variance.

Dans le cas de diploïdie, l'influence des différents systèmes de reproduction est bien connue, mais toutefois encore insuffisamment développée dans certains domaines ; dans le cas de tétraploïdie et plus généralement d'autoploïdie, cette influence est assez mal connue. MATHER (1936), FISHER (1949), BENNET (1954), DEMARLY (1963), BUSBICE (1966), GUY (1966, 1967) ont surtout étudié l'influence de certains systèmes de reproduction (autofécondation, croisement frère × sœur,

hybridation, panmixie) sur la structure génotypique d'un ensemble d'individus ou sur la structure génotypique *de leurs gamètes*. Les travaux de MALECOT (1949), KEMPTHORNE (1957), GILLOIS (1964) sur les diploïdes ont permis d'aborder chez les tétraploïdes l'effet de certains systèmes de reproduction sur la moyenne et la variance d'un caractère quantitatif (KEMPTHORNE, 1957 ; J. BOUFFETTE, 1966 ; A. R. BOUFFETTE, 1966 ; GALLAIS, 1967 *b*).

Dans cette étude, le système de reproduction envisagé est le suivant : la descendance issue de la reproduction au hasard de plusieurs individus est multipliée de façon panmictique pendant plusieurs générations. *Les individus à l'origine de cette population artificielle sont appelés les parents de cette population.* Ce schéma est celui de la multiplication des *variétés synthétiques* en amélioration des plantes allogames, avec absence de déviations par rapport à la panmixie. « Une variété synthétique est une population artificielle résultant de la multiplication au hasard, pendant un nombre déterminé de générations, de la descendance du croisement naturel ou « polycross » d'un nombre limité de constituants, (clones, familles) choisis pour leurs caractéristiques agronomiques et leur valeur en combinaison hybride ». (CLAVIER, 1964 ; GALLAIS, 1967-1968 *a*.)

Nous limiterons notre étude à l'influence de ce système de reproduction sur la *structure génotypique en probabilité* à un locus, définie comme l'espérance de la fréquence des différents génotypes (JACQUARD, 1968). Cette structure définit aussi la fréquence des différentes classes de répartition des loci : elle représente la *structure attendue du génome.*

Mais la structure réelle des parents n'étant pas connue, nous n'attacherons d'abord d'importance qu'à l'origine parentale des gènes ; cette approche a l'avantage de ne pas faire d'hypothèse sur l'origine des parents, (degré de sélection, consanguinité). Dans une deuxième étape, la structure génotypique en probabilité sera exprimée selon la relation d'identité (GILLOIS, 1964) ; nous supposerons alors que les parents sont tirés au hasard d'une population consanguine issue sans sélection d'une population panmictique illimitée, en état d'équilibre.

Les conséquences possibles de ce système de reproduction sur la vigueur des variétés synthétiques pourront alors être précisées, en l'absence d'épistasie, sans faire d'hypothèses restrictives sur les effets des gènes à un locus, alors que, dans une étude précédente (GALLAIS, 1968, *a-b*) nous avions supposé l'absence d'interactions entre plus de 2 gènes allèles. L'intérêt de ce développement est justifié par les résultats expérimentaux de certains chercheurs cités par BUSBICE (1966) et BERNINGER (1967), montrant que, seules, les interactions entre 2 gènes allèles n'expliquent pas la vigueur avec suffisamment de précision.

NOTION DE RECOMBINAISON GAMÉTIQUE

A un locus, les deux gènes portés par un gamète peuvent être :

— soit une *association au hasard de deux gènes* homologues issus d'un même parent ou de deux parents de la population ; nous dirons qu'il y a eu *recombinaison panmictique*. Cette notion a déjà été introduite par DEMARLY (1963) ;

— soit une association dérivant par descendance mendélienne, sans recombinaison panmictique, ni mutation, d'une association réalisée chez les parents de la population.

Pour simplifier, nous parlerons, dans le premier cas de *gamètes* recombinés (R) et dans le deuxième cas de *gamètes non recombinés* (NR).

En l'absence de méiose pseudo-réductionnelle ($\alpha = 0$), à la méiose d'une génération quelconque, une association de deux gènes, réalisée dans la génération précédente, se reproduit avec la probabilité 1/3. A une génération quelconque (m) de multiplication panmictique, la probabilité d'avoir des gamètes non recombinés est donc :

$$\gamma_{NRm} = (1/3)^m \qquad (\gamma_{NR} = 1)$$

et

$$\gamma_{Rm} = 1 - (1/3)^m$$

Un zygote d'une génération peut alors être réalisé par trois événements, comme le montre le tableau 1, avec les probabilités correspondantes.

TABLEAU 1

Différentes possibilités de formation d'un zygote en n'attachant d'importance qu'à l'état recombiné ou non-recombiné des gamètes qui lui ont donné naissance

Événements		Conditions	Probabilités
Gamète non-recombiné × gamète non-recombiné		C_1	$\pi_{1_{(m)}} = (1/3)^{2(m-1)}$
Gamète non-recombiné × gamète recombiné		C_2	$\pi_{2_{(m)}} = 2(1/3)^{m-1}\,[1 - (1/3)^{m-1}]$
Gamète recombiné × gamète recombiné		C_3	$\pi_{3_{(m)}} = [1 - (1/3)^{m-1}]^2$

Cette notion de recombinaison gamétique permet donc une première description de la structure de la population. La structure liée à la condition C_1 représente la structure de la première génération de multiplication ; celle liée à la condition C_3 représente la structure à l'équilibre.

NOTION DE SITUATION D'ORIGINE GAMÉTIQUE

Les k parents ou fondateurs de la population sont supposés non apparentés entre eux. Soient I, J, K... ces parents ; nous désignerons par I l'un quelconque des gènes apportés par le parent I, par J l'un quelconque des gènes apportés par le parent J etc. Nous représenterons :

— un gamète non recombiné par (II) ;
— un gamète recombiné par (IoJ) ou (IoI).

Nous pouvons alors écrire chaque possibilité de formation d'un zygote, en pré-

cisant l'origine des gènes portés par les gamètes, sans attacher d'importance à leurs effets ou à leurs états d'identité : nous aboutissons ainsi aux situations d'origine gamétique d'ordre 4 de rang 2, par analogie avec les situations d'identité définies par GILLOIS (1964) chez les diploïdes. Le tableau 2 résume ces différentes situations, avec leurs probabilités conditionnées $\omega_{j/i}$, *i* étant le numéro de la condition générale de formation du zygote C_1, C_2, ou C_3 et *j* précise le numéro d'une situation d'origine sans tenir compte de la recombinaison gamétique. Ce numéro correspond aussi au numéro des situations d'identité gamétique d'ordre 4, de rang 2, rappelées au tableau 4. Dans ce cas, le *rang* de la situation correspond au nombre de gamètes concernés (2) et *l'ordre* au nombre de gènes à répartir (4).

TABLEAU 2

Situations d'origine gamétique à la formation d'un zygote

	Situations d'origine gamétique		Probabilités conditionnées $\omega_{j/i}$
C_1	(II) (II)	C_{11}	$\omega_{1/1} = \frac{1}{k}$
	(II) (JJ)	C_{12}	$\omega_{2/1} = \frac{k-1}{k}$
C_2	(II) (I *o* I)	C_{21}	$\omega_{1/2} = \frac{1}{k^2}$
	(II) (J *o* J)	C_{22}	$\omega_{2/2} = \frac{k-1}{k^2}$
	(II) (I *o* J)	C_{24}	$\omega_{4/2} = \frac{2(k-1)}{k^2}$
	(II) (J *o* K)	C_{25}	$\omega_{5/2} = \frac{(k-1)(k-2)}{k^3}$
C_3	(I *o* I) (I *o* I)	C_{31}	$\omega_{1/3} = \frac{1}{k^3}$
	(I *o* I) (J *o* J)	C_{32}	$\omega_{2/3} = \frac{(k-1)}{k^3}$
	(I *o* J) (I *o* J)	C_{33}	$\omega_{3/3} = \frac{2(k-1)}{k^3}$
	(I *o* I) (I *o* J)	C_{34}	$\omega_{4/3} = \frac{4(k-1)}{k^3}$
	(I *o* I) (J *o* K)	C_{35}	$\omega_{5/3} = \frac{2(k-1)(k-2)}{k^3}$
	(I *o* J) (I *o* K)	C_{36}	$\omega_{6/3} = \frac{4(k-1)(k-2)}{k^3}$
	(I *o* J) (K *o* L)	C_{37}	$\omega_{7/3} = \frac{(k-1)(k-2)(k-3)}{k^3}$

A partir de ces résultats, par application des théorèmes des probabilités totales et composées, il est possible de donner une expression de la structure génotypique

qui ne tient compte que de l'origine parentale de gènes (tabl. 3). D'une façon générale, la structure de la population peut en effet s'écrire sous forme vectorielle :

$$S = \pi_1 S_1 + \pi_2 S_2 + \pi_3 S_3$$

S_1, S_2, S_3 désignant respectivement les vecteurs colonnes de la structure (IIII, IIIJ, IIJJ, IIJK, IJKL), de la population dans les conditions C_1, C_2, C_3. Une application numérique est donnée en annexe. Cette structure est indépendante de l'hypothèse d'absence de sélection des parents.

TABLEAU 3

Probabilités des différents génotypes en n'attachant d'importance qu'à l'origine parentale des gènes

Génotype	Probabilités
IIII	$(1/3)^{2(m-1)} \frac{1}{k} + 2(1/3)^{m-1} [1 - (1/3)^{m-1}] \frac{1}{k^2} + [1 - (1/3)^{m-1}]^2 \frac{1}{k^3}$
IIIJ	$2(1/3)^{m-1} [1 - (1/3)^{m-1}] \frac{2(k-1)}{k^2} + [1 - (1/3)^{m-1}]^2 \frac{4(k-1)}{k^3}$
IIJJ	$(1/3)^{2(m-1)} \frac{k-1}{k} + 2(1/3)^{m-1} [1 - (1/3)^{m-1}] \frac{k-1}{k^2} + [1 - (1/3)^{m-1}]^2 \frac{3(k-1)}{k^3}$
IIJK	$2(1/3)^{m-1} [1 - (1/3)^{m-1}] \frac{(k-1)(k-2)}{k^2} + [1 - (1/3)^{m-1}]^2 \frac{6(k-1)(k-2)}{k^3}$
IJKL	$[1 - (1/3)^{m-1}]^2 \frac{(k-1)(k-2)(k-3)}{k^3}$

Pour exprimer facilement la structure génotypique en probabilité selon les cinq classes d'identité à un locus, il nous faut introduire la notion de situations d'identité gamétique.

NOTIONS DE SITUATIONS D'IDENTITÉ GAMÉTIQUE ET DE COEFFICIENTS D'IDENTITÉ GAMÉTIQUE

Pour les diploïdes, Gillois (1964) a introduit la notion de situations d'identité restreinte. Une situation d'identité restreinte se caractérise par son ordre (nombre de loci homologues considérés) et son rang, nombre de zygotes entre lesquels se distribuent ces loci. J. et A. R. Bouffette (1966) ont généralisé cette notion chez les autotétraploïdes. Mais, chez les autotétraploïdes, les gamètes sont des unités diploïdes. Sans tenir compte de l'origine des gènes et de la recombinaison gamétique, il est donc possible d'écrire les situations d'identité restreinte d'ordre 4 et de rang 2 au niveau des gamètes à l'origine correspondant exactement à celles d'ordre 4 et de rang 2 définies au niveau des zygotes pour les diploïdes. Elles seront écrites selon une notation introduite par Gillois, qui indique la répartition des gènes selon les 4 classes d'identité possibles.

TABLEAU 4

Les 7 situations d'identité gamétique d'ordre 4, de rang 2

(le trait vertical sépare les 2 apports gamétiques et une ligne correspond à une classe d'identité)

<table>
<tr><td>Numéro</td><td>1</td><td>2</td><td>3</td><td>4</td><td>5</td><td>6</td><td>7</td></tr>
<tr><td rowspan="4">Situation d'identité</td><td>2 | 2</td><td>2 | 0</td><td>1 | 1</td><td>2 | 1</td><td>2 | 0</td><td>1 | 0</td><td>1 | 0</td></tr>
<tr><td></td><td>0 | 2</td><td>1 | 1</td><td>0 | 1</td><td>0 | 1</td><td>1 | 1</td><td>1 | 0</td></tr>
<tr><td></td><td></td><td></td><td></td><td>0 | 1</td><td>0 | 1</td><td>0 | 1</td></tr>
<tr><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>0 | 1</td></tr>
</table>

Pour tenir compte de l'origine parentale, les gènes ayant une origine différente seront séparés par un trait horizontal. Exemple : avec la situation n° 2, les deux classes de gènes peuvent provenir d'un même parent ou de deux parents ; dans le premier cas, la situation sera écrite : $\begin{matrix}2\\0\end{matrix}\Big|\begin{matrix}0\\2\end{matrix}$, dans le second cas : $\frac{2}{0}\Big|\frac{0}{2}$.

Les associations provenant d'une *recombinaison gamétique* seront marquées d'un astérisque. Ainsi, avec la condition C_1, la notation relative à l'exemple précédent ne change pas, avec la condition C_2, elle devient : $\begin{matrix}2\\0\end{matrix}\Big|\begin{matrix}0\\2^*\end{matrix}$ ou $\frac{2}{0}\Big|\frac{0}{2^*}$, et avec la condition C_3 : $\begin{matrix}2^*\\0\end{matrix}\Big|\begin{matrix}0\\2^*\end{matrix}$ ou $\frac{2^*}{0}\Big|\frac{0}{2^*}$.

La recombinaison gamétique fait que deux gènes d'un gamète peuvent être identiques de deux façons :

— soit parce qu'ils dérivent par descendance mendélienne, sans recombinaison d'une association parentale de deux gènes identiques : nous parlerons *d'identité par descendance mendélienne* ;

— soit parce qu'ils résultent d'une association au hasard de deux gènes identiques : nous parlerons *d'identité par recombinaison gamétique* ou plus généralement *d'identité par hasard*. Cette notion d'identité par hasard s'applique aussi à plus de 2 gènes.

Dans un gamète, deux gènes provenant de parents différents sont forcément recombinés. Mais, dans le cas, non envisagé ici, où il existerait une contrainte au niveau de l'union des gamètes selon leur origine, ce fait ne serait plus : nous envisagerons les conséquences d'une telle contrainte dans une autre étude. Dans l'immédiat, nous indiquerons le phénomène de recombinaison même dans le cas où les 2 gènes présents dans le gamète ont une origine parentale différente. Ainsi par exemple, la situation $\frac{1}{1}\Big|\frac{1}{1}$ sera notée $\frac{1^*}{1^*}\Big|\frac{1^*}{1^*}$.

A ces situations d'identité gamétique, nous attachons des probabilités conditionnées par les situations de recombinaison gamétique et par les situations d'origine des gènes, conditions Cij du tableau 2. Ces probabilités ou *coefficients d'identité gamétique* seront notées par la lettre Γ suivie de la représentation de la situation

d'identité gamétique tenant compte de la recombinaison gamétique et de l'origine des gènes. Ainsi, $\Gamma_{C_{22}}\left(\begin{array}{c|c} \mathrm{x} & \mathrm{y} \\ \hline 2 & 0 \\ \hline 0 & 2^* \end{array}\right)$ représente la probabilité d'avoir 2 gènes identiques dans un gamète et deux gènes identiques dans un gamète Y, sachant que les gènes de X proviennent sans recombinaison gamétique d'une association parentale et que les gènes de Y proviennent d'un autre parent et son identiques par recombinaison gamétique.

Nous noterons donc par exemple :

$$\Gamma_{C_{22}}\left(\begin{array}{c|c} 2 & 0 \\ \hline 0 & 2^* \end{array}\right) = 1/2$$

$$\Gamma_{C_{22}}\left(\begin{array}{c|c} \mathrm{x} & \mathrm{y} \\ \hline 2 & 0 \\ \hline 0 & 2^* \end{array}\right) + 1/2\ \Gamma_{C_{22}}\left(\begin{array}{c|c} \mathrm{x} & \mathrm{y} \\ \hline 2^* & 0 \\ \hline 0 & 2 \end{array}\right)$$

TABLEAU 5 *a*

Structure dans la condition C_1



S/c_1

	$C_{11} = (II)\|(II)$ 1 classe parentale	$C_{12} = (II)\|(JJ)$ 2 classes parentales
P_{0/C_1}	$1/k\ \Gamma_{C_{11}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 2 \end{array}\right\}$	
P_{1/C_1}	$1/k\ \Gamma_{C_{11}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\}$	
P_{2/C_1}	$1/k\left[\Gamma_{C_{11}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{11}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ 0 & 2 \end{array}\right\}\right] +$	$\frac{k-1}{k}\Gamma_{C_{12}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ \hline 0 & 2 \end{array}\right\}$
P_{3/C_1}	$1/k\left[\Gamma_{C_{11}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{11}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 1 \\ 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{array}\right\}\right] +$	$\frac{k-1}{k}\Gamma_{C_{12}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ \hline 0 & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\}$
P_{4/C_1}	$1/k\ \Gamma_{C_{11}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\} +$	$\frac{k-1}{k}\Gamma_{C_{12}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ \hline 0 & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\}$
1	$1/k$	$\frac{k-1}{k}$

Notation : $\Gamma_{C_{ij}}$ indique la probabilité d'avoir un génotype (*iiii*, ou *iiij*, ou *iijj*, ou *iijk*, ou *ijkl*), la condition C_{ij} du tableau 2 étant fixée ; la façon dont ce génotype peut se réaliser est représentée par la répartition des 4 gènes dans les 2 apports gamétiques (trait vertical) selon les classes d'identité. Le trait horizontal sépare les classes d'origine parentale ; pour les tableaux 5 *b*, 5 *c*, l'astérisque signifie qu'il y a eu recombinaison gamétique (voir texte).

TABLEAU 5 *b*. — *Struct… dans*

	1 classe parentale $C_{21} = (II)\ (I\,o\,I)$	2 classes parent… $C_{24} = (II)\ (I\,o$ …
P_{0/C_2}	$1/k^2\ \Gamma_{C_{21}}\left\{2 \middle| 2^*\right\}$	
P_{1/C_2}	$1/k^2\ \left[\Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 1^* \\ 0 & 1^* \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2^* & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\}\right]$	$+ \dfrac{2(k-1)}{k^2}\ \Gamma_{C_{24}}\left\{\ldots\right\}$ …
P_{2/C_2}	$1/k^2\ \left[\Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 1^* \\ 1 & 1^* \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ 0 & 2^* \end{array}\right\}\right]$	$+ \ldots\ldots$
P_{3/C_2}	$1/k^2\ \left[\Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ 0 & 1^* \\ 0 & 1^* \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2^* & 0 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 1^* \\ 1 & 0 \\ 0 & 2^* \end{array}\right\}\right]$	$+ \dfrac{2(k-1)}{k^2}\left[\Gamma_{C_{24}}\left\{\begin{array}{c} 1 \\ 1 \\ \bar{0} \end{array}\ldots\right\} + \ldots\right.$
P_{4/C_2}	$1/k^2\ \Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ 0 & 1^* \\ 0 & 1^* \end{array}\right\}$	$+ \dfrac{2(k-1)}{k^2}\ \Gamma_{C_{24}}\left\{\begin{array}{c} 1 \\ 1 \\ \bar{0} \\ \bar{0} \end{array}\ldots\right\}$
1	$1/k^2$	$\dfrac{2(k-1)}{k^2}$

TABLEAU 5 *c* — *Struct… dans*

	1 classe parentale $C_{31} = (I\,o\,I)\ (I\,o\,I)$	2 classes parentales $C_{34} = (I\,o\,I)\ (I\,o\,J)$	$C_{32} + C_{33} = (I\,o\,I)\ (I\,o\,J))+$ …
P_{0/C_3}	$1/k^3\ \Gamma_{C_{31}}\left\{2^* \middle| 2^*\right\}$		
P_{1/C_3}	$1/k^3\ \Gamma_{C_{31}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2^* & 1^* \\ 0 & 1^* \end{array}\right\}$	$+ \dfrac{4(k-1)}{k^3}\ \Gamma_{C_{34}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2^* & 1^* \\ \bar{0} & \bar{1}^* \end{array}\right\}$	
P_{2/C_3}	$1/k^3\ \left[\Gamma_{C_{31}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1^* & 1^* \\ 1^* & 1^* \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{31}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2^* & 0 \\ 0 & 2^* \end{array}\right\}\right]$	$+ \ldots\ldots$	$+ \dfrac{(k-1)}{k^3}\left[\Gamma_{C_{32}}\left\{\begin{array}{c} 2^* \\ \bar{0} \end{array}\ldots\right\} + 2\right.$ …
P_{3/C_3}	$1/k^3\ \left[\Gamma_{C_{31}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2^* & 0 \\ 0 & 1^* \\ 0 & 1^* \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{31}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1^* & 1^* \\ 1^* & 0 \\ 0 & 1^* \end{array}\right\}\right]$	$+ \dfrac{4(k-1)}{k^3}\left[\Gamma_{C_{34}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1^* & 1^* \\ 1^* & 0 \\ \bar{0} & \bar{1}^* \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{34}}\left\{\begin{array}{c\|c} \bar{2}^* & 0 \\ \bar{0} & 1^* \\ \bar{0} & \bar{1}^* \end{array}\right\}\right]$	$+ \dfrac{(k-1)}{k^3}\left[\Gamma_{C_{32}}\left\{\begin{array}{c} 1 \\ 1 \\ \bar{0} \end{array}\ldots\right\} + 2\right.$ …
P_{4/C_3}	$1/k^3\ \Gamma_{C_{31}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1^* & 0 \\ 1^* & 0 \\ 0 & 1^* \\ 0 & 1^* \end{array}\right\}$	$+ \dfrac{4(k-1)}{k^3}\ \Gamma_{C_{34}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1^* & 0 \\ 1^* & 0 \\ \bar{0} & 1^* \\ \bar{0} & \bar{1}^* \end{array}\right\}$	$+ \dfrac{(k-1)}{k^3}\left[\Gamma_{C_{32}}\left\{\ldots\right\} + 2\right.$ …
1	$1/k^3$	$\dfrac{4(k-1)}{k^3}$	$\dfrac{3(k-1)}{k^3}$

...ructu dans la condition C_2 $\boxed{\begin{smallmatrix}\circ\\ \circ\end{smallmatrix}}\ \Big|\ \begin{smallmatrix}\circ\\ \circ\end{smallmatrix}$ S/C_2

...arents	3 classes parentales	
(I o ...	C_{22} = (II) (J o J)	C_{25} = (II) (J o K)
... $C_{24}\left\{\begin{array}{c} 2^* \\ \hline 0^* \end{array}\right\}$	$+ \frac{k-1}{k^2}\left[_{C_{22}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ \hline 0 & 2^* \end{array}\right\}\right.$	
... $_{C_{24}}\left\{\begin{array}{c} 1 \\ \hline 1 \\ \hline 0 \end{array}\right\} + \left[_{C_{24}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ \hline 0 & 1^* \\ \hline 0 & 1^* \end{array}\right\}\right]$	$+ \frac{k-1}{k^2}\left[_{C_{22}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ \hline 0 & 1^* \\ \hline 0 & 1^* \end{array}\right\}\right. + \left[_{C_{22}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 0 \\ \hline 1 & 0 \\ \hline 0 & 2^* \end{array}\right\}\right.$	$+ \frac{(k-1)(k-2)}{k^2}\left[_{C_{25}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ \hline 0 & 1^* \\ \hline 0 & 1^* \end{array}\right\}\right.$
... $_{C_{24}}\left\{\begin{array}{c} 1 \\ \hline 1 \\ \hline 0 \\ \hline 0 \end{array}\right\}$	$+ \frac{k-1}{k^2}\left[_{C_{22}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 0 \\ \hline 1 & 0 \\ \hline 0 & 1^* \\ \hline 0 & 1^* \end{array}\right\}\right.$	$+ \frac{(k-1)(k-2)}{k^2}\left[_{C_{25}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 0 \\ \hline 1 & 0 \\ \hline 0 & 1^* \\ \hline 0 & 1^* \end{array}\right\}\right.$
	$\frac{k-1}{k^2}$	$\frac{(k-1)(k-2)}{k^2}$

...Structu dans la condition C_3 $\begin{smallmatrix}\circ\\ \circ\end{smallmatrix}\ \Big|\ \begin{smallmatrix}\circ\\ \circ\end{smallmatrix}$ S/C_3

...	3 classes parentales	4 classes parentales
... = (I o\| o J) + (I o J) (I o J)	$C_{35} + C_{36}$ = (I o I) (J o K) + (I o J) (I o K)	C_{37} = (I o J) (K o L)
... $_{C_{32}}\left\{\begin{array}{c} 2^* \\ \hline 0 \end{array}\right\} + 2\left[_{C_{33}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1^* & 1^* \\ \hline 1^* & 1^* \end{array}\right\}\right]$		
... $_{C_{32}}\left\{\begin{array}{c} 1 \\ \hline 1 \\ \hline 0 \end{array}\right\} + 2\left[_{C_{33}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1^* & 1^* \\ \hline 1^* & 0 \\ \hline 0 & 1^* \end{array}\right\}\right]$	$+ \frac{2(k-1)(k-2)}{k^3}\left[\left[_{C_{35}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2^* & 0 \\ \hline 0 & 1^* \\ \hline 0 & 1^* \end{array}\right\}\right. + 2\left[_{C_{36}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1^* & 1^* \\ \hline 1^* & 0 \\ \hline 0 & 1^* \end{array}\right\}\right.\right]$	
... $_{C_{32}}\left\{\begin{array}{c} 1 \\ \hline 1 \\ \hline 0 \\ \hline 0 \end{array}\right\} + 2\left[_{C_{33}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1^* & 0 \\ \hline 0 & 1^* \\ \hline 1^* & 0 \\ \hline 0 & 1^* \end{array}\right\}\right]$	$+ \frac{2(k-1)(k-2)}{k^3}\left[\left[_{C_{35}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1^* & 0 \\ \hline 1^* & 0 \\ \hline 0 & 1^* \\ \hline 0 & 1^* \end{array}\right\}\right. + 2\left[_{C_{36}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1^* & 0 \\ \hline 0 & 1^* \\ \hline 1^* & 0 \\ \hline 0 & 1^* \end{array}\right\}\right.\right]$	$+ \frac{(k-1)(k-2)(k-3)}{k^3}\left[_{C_{37}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1^* & 0 \\ \hline 1^* & 0 \\ \hline 0 & 1^* \\ \hline 0 & 1^* \end{array}\right\}\right.$
	$\frac{6(k-1)(k-2)}{k^3}$	$\frac{(k-1)(k-2)(k-3)}{k^3}$

Ces coefficients d'identité gamétique étant introduits, il est possible d'exprimer directement la structure en probabilité de la population selon la relation d'identité pour chaque condition de formation d'un zygote C_1, C_2 et C_3 (tabl. 5 *a, b, c*). La structure dans la condition C_1 correspond à la structure de la première génération de multiplication, et, pour $k = 1$, correspond à la structure obtenue par une génération d'autofécondation ; la structure dans la condition C_3 représente la structure à l'équilibre. Si nous représentons par S la structure de la population selon la relation d'identité c'est-à-dire le vecteur colonne (*iiii, iiij, iijj, iijk, ijkl*) ; il en résulte :

$$S = \pi_1 S/_{C_1} + \pi_2 S/_{C_2} + \pi_3 S/_{C_3}$$

CALCUL DES COEFFICIENTS D'IDENTITÉ GAMÉTIQUE

Il reste maintenant à exprimer les probabilités conditionnées attachées aux situations d'identité gamétique en fonction des coefficients d'identité d'ordre 4 et de rang 1 (P_0, P_1, P_2, P_3, P_4) caractérisant la structure génotypique des parents. Dans ce calcul, nous avons aussi utilisé le coefficient de consanguinité attendu d'un parent quelconque :

$$F = P_0 + 1/2P_1 + 1/3P_2 + 1/6P_3$$

et le coefficient de parenté d'un individu avec lui-même, déjà introduit par KEMPTHORNE (1957) :

$$\Delta = \frac{1 + 3F}{4}$$

Les résultats sont rassemblés dans les tableaux 6 *a, b, c*. Intégrés dans les tabeaux 5 *a, b, c*, ils permettent donc d'étudier l'évolution des probabilités des différentes situations d'identité d'ordre 4, de rang 1, utilisées pour caractériser la structure génotypique de la population, c'est-à-dire de la variété synthétique.

A partir de ces résultats, nous retrouvons plusieurs résultats déjà obtenus par d'autres méthodes de raisonnement en ce qui concerne le coefficient de consanguinité F (GALLAIS, 1967 *b* ; 1968 *a*). Nous avons en effet :

$$F/_{C_1} = 1/3\left(F - \frac{1 + 3F}{4k}\right) + \frac{1 + 3F}{4k}$$

$$F/_{C_2} = 1/6\left(F - \frac{1 + 3F}{4k}\right) + \frac{1 + 3F}{4k}$$

$$F/_{C_3} = \frac{1 + 3F}{4k}$$

d'où il résulte :

$$F_m = \left(F - \frac{1 + 3F}{4k}\right)(1/3)^m + \frac{1 + 3F}{4k}$$

Si le nombre k de parents devient très grand, alors la structure à une génération m quelconque est telle que :

$$P_{0(m)} = P_{1(m)} = 0$$
$$P_{2(m)} = F^2_{m-1}$$
$$P_{3(m)} = 2\ F_{m-1}\ (1 - F_{m-1})$$
$$P_{4(m)} = (1 - F_{m-1})^2$$

avec

$$F_m = (1/3)_m\ F$$

C'est la structure d'une population panmictique illimitée, issue d'une population consanguine (GALLAIS, 1967).

TABLEAU 6 *a*

Expression des coefficients d'identité gamétique en fonction des paramètres de la structure en probabilité de départ

$$P_0,\ P_1,\ P_2,\ P_3,\ P_4,\ F \text{ et } \Delta = \frac{1 + 3F}{4}$$

Coefficients de la condition C_1.

$\Gamma_{C_{11}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 2 \\ & \end{array}\right\}$	$P_0 + 1/4P_1 + 1/18P_2 + 1/36P_3$
$\Gamma_{C_{11}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\}$	$1/2P_1 + 4/9P_2 + 2/9P_3$
$\Gamma_{C_{11}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{11}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ 0 & 2 \end{array}\right\}$	$1/4P_1 + 1/2P_2 + 1/4P_3 + 1/6P_4$
$\Gamma_{C_{12}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ \hline 0 & 2 \end{array}\right\}$	F^2
$\Gamma_{C_{11}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{11}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 1 \\ 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{array}\right\}$	$1/2P_3 + 2/3P_4$
$\Gamma_{C_{12}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ \hline 0 & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\}$	$2\ F(1 - F)$
$\Gamma_{C_{11}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\}$	$1/6P_4$
$\Gamma_{C_{12}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ \hline 0 & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\}$	$(1 - F)^2$

TABLEAU 6 *b*

Coefficient de la condition C_2.

$\Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 2\,* \end{array}\right\}$	$P_0 + 9/32P_1 + 1/12P_2 + 1/24P_3$
$\Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 1\,* \\ 0 & 1\,* \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2\,* & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\}$	$1/2P_1 + 1/2P_2 + 5/16P_3 + 1/8P_4$
$\Gamma_{C_{24}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 1\,* \\ \hline 0 & 1\,* \end{array}\right\}$	$P_0 + 3/8P_1 + 1/6P_2 + 1/12P_3$
$\Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 1\,* \\ 1 & 1\,* \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ 0 & 2\,* \end{array}\right\}$	$7/32P_1 + 5/12P_2 + 5/24P_3 + 1/8P_4$
$\Gamma_{C_{22}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ \hline 0 & 2\,* \end{array}\right\}$	$F\,\Delta$
$\Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ 0 & 1\,* \\ 0 & 1\,* \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2\,* & 0 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 1\,* \\ 1 & 0 \\ 0 & 1\,* \end{array}\right\}$	$7/16P_3 + 5/8P_4$
$\Gamma_{C_{24}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 1\,* \\ 1 & 0 \\ \hline 0 & 1\,* \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{24}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ 0 & 1\,* \\ \hline 0 & 1\,* \end{array}\right\}$	$5/8P_1 + 5/6P_2 + 2/3P_3 + 1/2P_4$
$\Gamma_{C_{22}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ \hline 0 & 1\,* \\ 0 & 1\,* \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{22}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ \hline 0 & 2\,* \end{array}\right\}$	$F\,(1-\Delta) + (1-F)\,\Delta$
$\Gamma_{C_{25}}\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ \hline 0 & 1\,* \\ \hline 0 & 1\,* \end{array}\right\}$	F
$\Gamma_{C_{21}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ 0 & 1\,* \\ 0 & 1\,* \end{array}\right\}$	$1/8\ P_4$
$\Gamma_{C_{24}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ 0 & 1\,* \\ \hline 0 & 1\,* \end{array}\right\}$	$1/4P_3 + 1/2P_4$
$\Gamma_{C_{22}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ \hline 0 & 1\,* \\ 0 & 1\,* \end{array}\right\}$	$(1-F)\,(1-\Delta)$
$\Gamma_{C_{25}}\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ \hline 0 & 1\,* \\ \hline 0 & 1\,* \end{array}\right\}$	$(1-F)$

TABLEAU 6 *c*

Coefficients de la condition C_3.

<table>
<tr><td>$\Gamma_{C_{31}}\left\{2^* \middle| 2^*\right\}$</td><td>$P_0 + 41/128P_1 + 1/8P_2 + 9/128P_3 + 1/64P_4$</td></tr>
<tr><td>$\Gamma_{C_{31}}\left\{\begin{array}{c|c} 2^* & 1^* \\ 0 & 1^* \end{array}\right\}$</td><td>$15/32P_1 + 1/2P_2 + 11/32P_3 + 3/16P_4$</td></tr>
<tr><td>$\Gamma_{C_{34}}\left\{\begin{array}{c|c} 2^* & 1^* \\ \bar{0} & \bar{1}^* \end{array}\right\}$</td><td>$P_0 + 7/16P_1 + 1/4P_2 + 5/32P_3 + 1/16P_4$</td></tr>
<tr><td>$\Gamma_{C_{31}}\left\{\begin{array}{c|c} 1^* & 1^* \\ 1^* & 1^* \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{31}}\left\{\begin{array}{c|c} 2^* & 0 \\ 0 & 2^* \end{array}\right\}$</td><td>$27/128P_1 + 3/8P_2 + 27/128P_3 + 9/64P_4$</td></tr>
<tr><td>$\Gamma_{C_{32}}\left\{\begin{array}{c|c} 2^* & 0 \\ \bar{0} & \bar{2}^* \end{array}\right\} + 2\,\Gamma_{C_{33}}\left\{\begin{array}{c|c} 1^* & 1^* \\ \bar{1}^* & \bar{1}^* \end{array}\right\}$</td><td>$3\Delta^2$</td></tr>
<tr><td>$\Gamma_{C_{31}}\left\{\begin{array}{c|c} 2^* & 0 \\ 0 & 1^* \\ 0 & 1^* \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{31}}\left\{\begin{array}{c|c} 1^* & 1^* \\ 1^* & 0 \\ 0 & 1^* \end{array}\right\}$</td><td>$3/8\ P_3 + 9/16\ P_4$</td></tr>
<tr><td>$\Gamma_{C_{34}}\left\{\begin{array}{c|c} 1^* & 1^* \\ 1^* & 0 \\ \bar{0} & \bar{1}^* \end{array}\right\} + \Gamma_{C_{34}}\left\{\begin{array}{c|c} 2^* & 0 \\ 0 & 1^* \\ \bar{0} & \bar{1}^* \end{array}\right\}$</td><td>$9/16\ P_1 + 3/4\ P_2 + 21/32\ P_3 + 9/16\ P_4$</td></tr>
<tr><td>$\Gamma_{C_{32}}\left\{\begin{array}{c|c} 1^* & 0 \\ 1^* & 0 \\ \bar{0} & \bar{2}^* \end{array}\right\} + 2\,\Gamma_{C_{33}}\left\{\begin{array}{c|c} 1^* & 1^* \\ \bar{0} & \bar{1}^* \\ 1^* & 0 \end{array}\right\}$</td><td>$6\Delta\ (1 - \Delta)$</td></tr>
<tr><td>$\Gamma_{C_{35}}\left\{\begin{array}{c|c} 2^* & 0 \\ \bar{0} & \bar{1}^* \\ \bar{0} & \bar{1}^* \end{array}\right\} + 2\,\Gamma_{C_{36}}\left\{\begin{array}{c|c} 1^* & 1^* \\ \bar{1}^* & \bar{0} \\ \bar{0} & \bar{1}^* \end{array}\right\}$</td><td>$3\Delta$</td></tr>
<tr><td>$\Gamma_{C_{31}}\left\{\begin{array}{c|c} 1^* & 0 \\ 1^* & 0 \\ 0 & 1^* \\ 0 & 1^* \end{array}\right\}$</td><td>$3/32\ P_4$</td></tr>
<tr><td>$\Gamma_{C_{34}}\left\{\begin{array}{c|c} 1^* & 0 \\ 1^* & 0 \\ 0 & 1^* \\ \bar{0} & \bar{1}^* \end{array}\right\}$</td><td>$3/16\ P_3 + 3/8\ P_4$</td></tr>
<tr><td>$\Gamma_{C_{32}}\left\{\begin{array}{c|c} 1^* & 0 \\ 1^* & 0 \\ \bar{0} & \bar{1}^* \\ 0 & 1^* \end{array}\right\} + 2\,\Gamma_{C_{33}}\left\{\begin{array}{c|c} 1^* & 0 \\ 0 & 1^* \\ \bar{1}^* & \bar{0} \\ 0 & 1^* \end{array}\right\}$</td><td>$3\ (1 - \Delta)^2$</td></tr>
<tr><td>$\Gamma_{C_{36}}\left\{\begin{array}{c|c} 1^* & 0 \\ 1^* & 0 \\ \bar{0} & \bar{1}^* \\ \bar{0} & 1^* \end{array}\right\} + 2\,\Gamma_{C_{36}}\left\{\begin{array}{c|c} 1^* & 0 \\ 0 & 1^* \\ \bar{1}^* & \bar{0} \\ 0 & 1^* \end{array}\right\}$</td><td>$3\ (1 - \Delta)$</td></tr>
<tr><td>$\Gamma_{C_{37}}\left\{\begin{array}{c|c} 1^* & 0 \\ \bar{1}^* & \bar{0} \\ \bar{0} & \bar{1}^* \\ \bar{0} & \bar{1}^* \end{array}\right\}$</td><td>$1$</td></tr>
</table>

APPLICATION NUMÉRIQUE ET DISCUSSION

La structure génotypique de la population obtenue par le système de reproduction considéré a été calculée pour 4 générations de multiplication (*m* de 0 à 4) et à l'équilibre ($m = \infty$) selon le nombre de parents (*k*) et leur structure génotypique, due à un nombre variable de générations d'autofécondation (*n*) de 0 à 10 et ∞. Le calcul a été effectué à l'aide d'un petit calculateur électronique (Loci-Wang).

Deux situations extrêmes ont aussi été envisagées ; l'une correspond au cas où tous les parents ont une structure duplex ($P_2 = 1$), ce qui est le cas pour des tétraploïdes issus directement des diploïdes par doublement, et l'autre correspond au cas où tous les individus ont une structure nulliplex ($P_0 = 1$). Cette deuxième situation peut sembler illusoire à atteindre, mais elle décrit aussi la structure génotypique de la population en n'attachant d'importance qu'à l'origine parentale des gènes, description qui a l'avantage de ne pas être affectée par la sélection.

Les résultats sont donnés en annexe. En plus des cinq probabilités des situations d'identité P_0, P_1, P_2, P_3, P_4, deux autres paramètres ont été calculés :

— la probabilité de tirer dans un génotype à un locus donné deux allèles identiques ou coefficient de consanguinité F ;

— la probabilité de tirer dans un génotype, à un locus donné, trois allèles identiques, égale à $P_0 + 1/4 P_1$.

Ces deux coefficients interviennent en effet directement dans l'expression de la moyenne d'un caractère quantitatif d'une population tétraploïde consanguine (GALLAIS, 1967), mais ils ne sont que des combinaisons linéaires des cinq premiers.

Les figures 1, 2, 3 représentent l'évolution de la fréquence des différentes situations d'identité, selon le nombre de constituants (2, 4, 8) et leur structure génotypique due à un nombre variable de générations d'autofécondation ($n = 0, 1, 3, \infty$). Ils montrent que d'une façon générale, *l'évolution de la structure est variable jusqu'à la deuxième génération* de multiplication ; à partir de cette génération, la structure d'équilibre est pratiquement atteinte.

Il faut bien remarquer que le système de reproduction ne commence qu'avec la première génération de multiplication : le raisonnement pour établir la structure génotypique est basé sur la fréquence des gamètes et non directement sur la fréquence des génotypes. Il en résulte *une certaine discontinuité entre la génération des parents et la première génération de multiplication*.

L'analyse de la structure à l'équilibre (fig. 4 *a*, *b*, *c*) montre que la fréquence des nulliplex d'identité (*iiii*) est toujours faible au maximum de 13 p. 100 dans le cas d'une population réalisée avec 2 parents homozygotes. La fréquence des structures d'identité simplex (*iiij*), duplex (*iijj*) est d'autant plus forte que les parents utilisés sont plus consanguins, mais elle diminue rapidement avec l'augmentation du nombre de parents. Dès que le nombre de parents utilisés est supérieur à 4, les structures trigéniques (*iijk*) et tétragéniques (*ijkl*) contribuent pour plus de 75 p. 100 à la structure totale et d'autant plus que les parents utilisés seront moins consanguins : au minimum 90 p. 100 avec 3 générations d'autofécondation et 95 p. 100 avec 1 génération d'autofécondation.

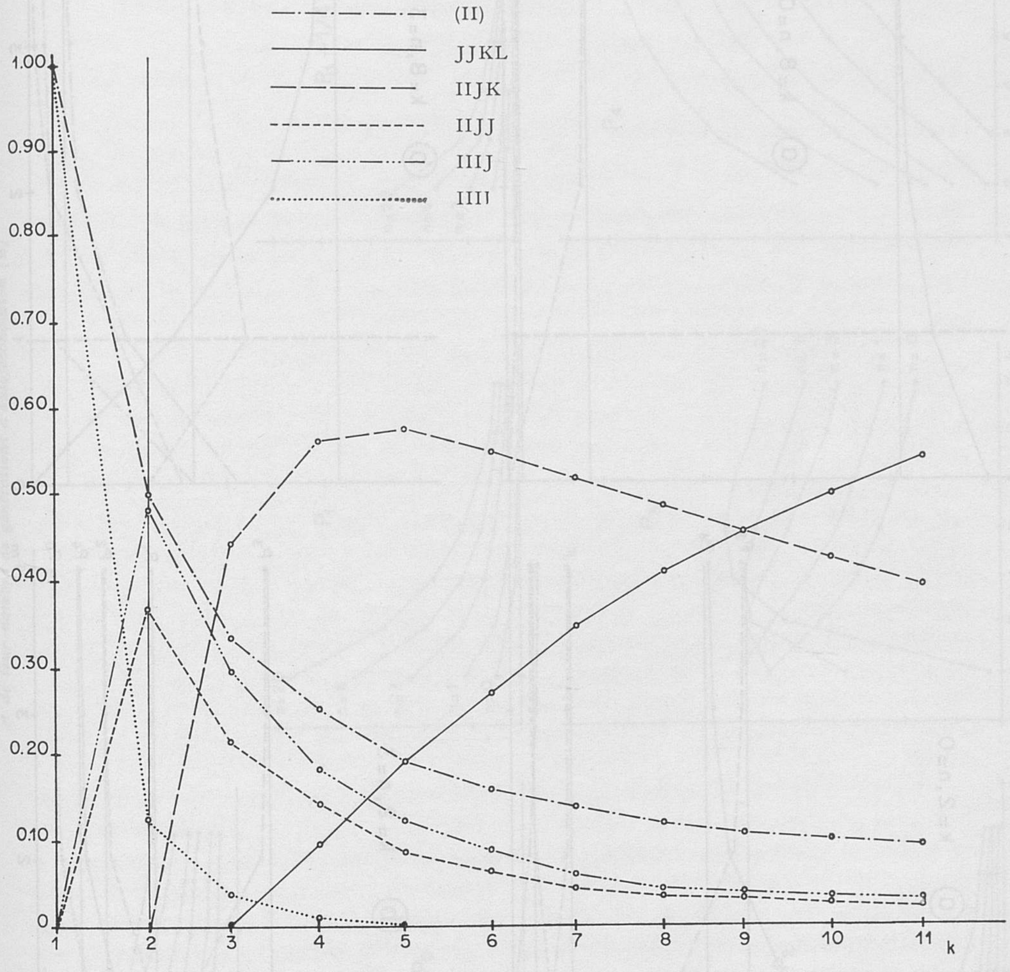


FIG. 1. — *Structure à l'équilibre selon le nombre de parents k en ne tenant compte que de l'origine parentale des allèles ou structure génotypique en probabilité selon la relation d'identité quand $P_0 = 1$*

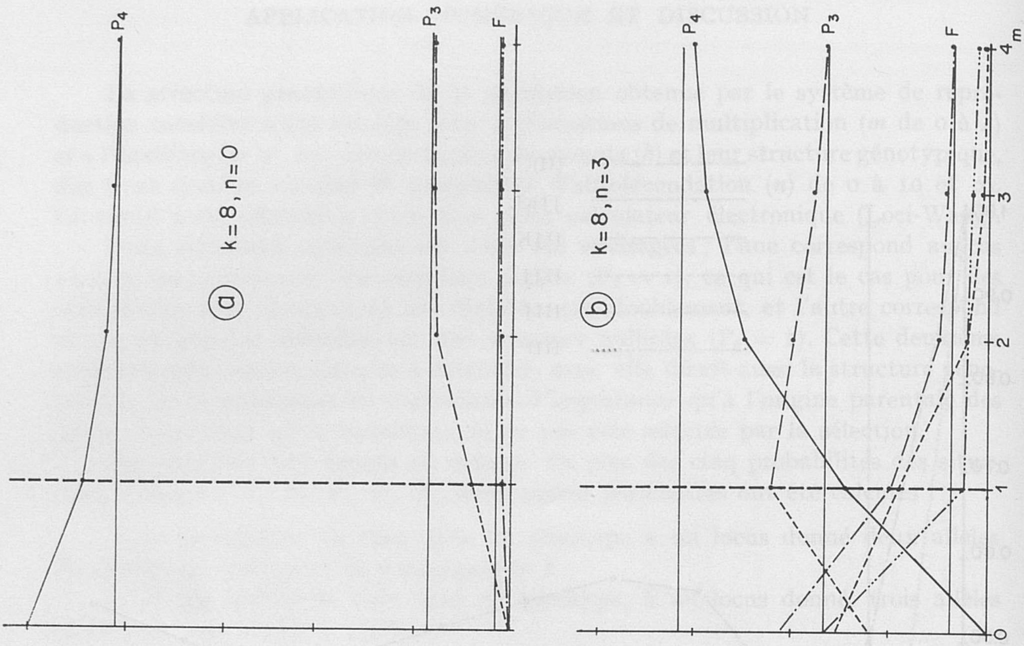

a
k=8, n=0
P4
P3
F
b
k=8, n=3
P4
P3
F
0
1
2
3
4
m

FIG. 3.

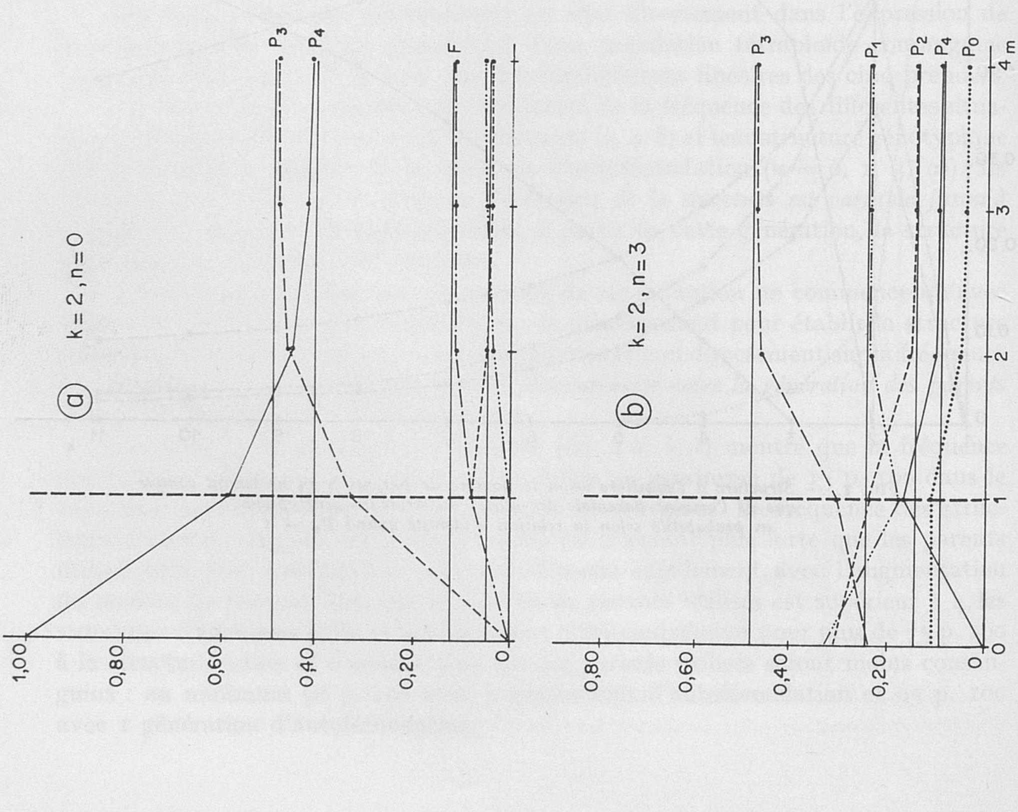

1,00
0,80
0,60
0,40
0,20
0
a
k=2, n=0
P3
P4
F
b
k=2 n=3
0,80
0,60
0,40
0,20
0
P3
P1
P2
P4
P0
0
1
2
3
4
m

FIG. 2.

FIG. 2.

FIG. 3.

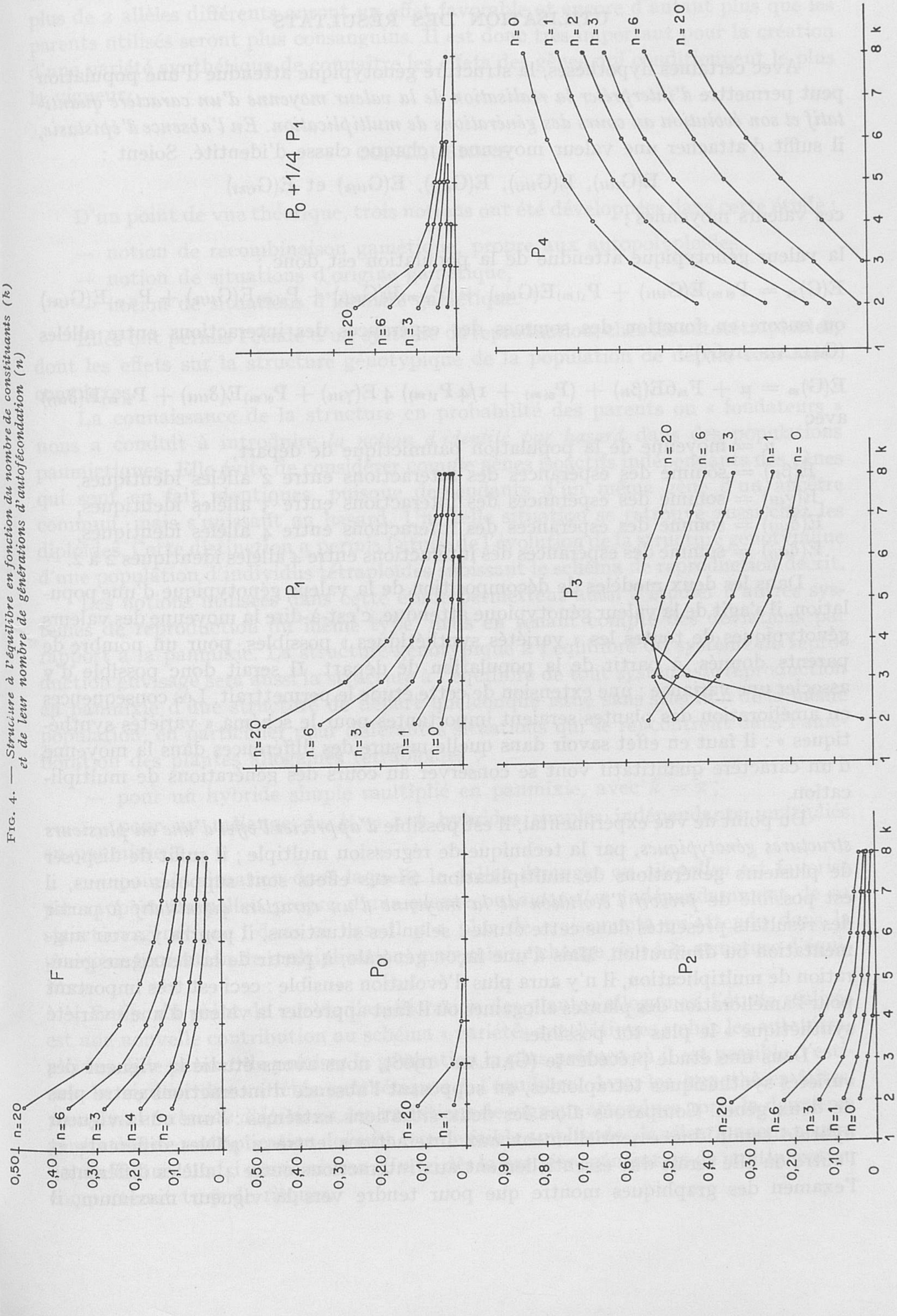


FIG. 4. — *Structure à l'équilibre en fonction du nombre de constituants (k) et de leur nombre de générations d'autofécondation (n)*

UTILISATION DES RÉSULTATS

Avec certaines hypothèses, la structure génotypique attendue d'une population peut permettre *d'interpréter la réalisation de la valeur moyenne d'un caractère quantitatif et son évolution au cours des générations de multiplication. En l'absence d'épistasie,* il suffit d'attacher une valeur moyenne à chaque classe d'identité. Soient :

$$E(G_{iiii}),\ E(G_{iiij}),\ E(G_{iijj}),\ E(G_{iijk}) \text{ et } E(G_{ijkl})$$

ces valeurs moyennes ;

la valeur génotypique attendue de la population est donc :

$$E(G)_m = P_{0(m)}E(G_{iiii}) + P_{1(m)}E(G_{iiij}) + (P_{2(m)}E(G_{iijj}) + P_{3(m)}E(G_{iijk}) + P_{4(m)}E(G_{ijkl})$$

ou encore en fonction des sommes des espérances des interactions entre allèles (GALLAIS, 1967) :

$$E(G)_m = \mu + F_m 6E(\beta_{ii}) + (P_{0(m)} + 1/4\, P_{1(m)})\, 4\, E(\gamma_{iii}) + P_{0(m)}E(\delta_{iiii}) + P_{2(m)}E(\delta_{iijj})$$

avec

μ = moyenne de la population panmictique de départ,
$E(\beta_{ii})$ = somme des espérances des interactions entre 2 allèles identiques,
$E(\gamma_{iii})$ = somme des espérances des interactions entre 3 allèles identiques,
$E(\delta_{iiii})$ = somme des espérances des interactions entre 4 allèles identiques,
$E(\delta_{iijj})$ = somme des espérances des interactions entre 4 allèles identiques 2 à 2.

Dans les deux modèles de décomposition de la valeur génotypique d'une population, il s'agit de la valeur génotypique attendue, c'est-à-dire la moyenne des valeurs génotypiques de toutes les « variétés synthétiques » possibles, pour un nombre de parents donnés, à partir de la population de départ. Il serait donc possible d'y associer une variance ; une extension de cette étude le permettrait. Les conséquences en amélioration des plantes seraient importantes pour le schéma « variétés synthétiques » : il faut en effet savoir dans quelle mesure des différences dans la moyenne d'un caractère quantitatif vont se conserver au cours des générations de multiplication.

Du point de vue expérimental, il est possible *d'apprécier l'effet d'une ou plusieurs structures génotypiques,* par la technique de régression multiple ; il suffit de disposer de plusieurs générations de multiplication. Si ces effets sont supposés connus, il est possible de *prévoir l'évolution de la moyenne d'un caractère quantitatif* à partir des résultats présentés dans cette étude : selon les situations, il pourra y avoir augmentation ou diminution. Mais d'une façon générale, à partir de la deuxième génération de multiplication, il n'y aura plus d'évolution sensible : ceci est très important pour l'amélioration des plantes allogames où il faut apprécier la valeur d'une « variété synthétique » le plus tôt possible.

Dans une étude précédente (GALLAIS, 1968), nous avons étudié la vigueur des variétés synthétiques tétraploïdes, en supposant l'absence d'interactions entre plus de deux gènes. Comparons alors les deux situations extrêmes : l'une où la vigueur hybride serait due essentiellement aux interactions entre 2 allèles différents et l'autre où elle serait due essentiellement aux interactions entre 4 allèles différents; l'examen des graphiques montre que pour tendre vers la vigueur maximum, il

faudra augmenter d'autant plus le nombre de parents que les interactions entre plus de 2 allèles différents auront un effet favorable et encore d'autant plus que les parents utilisés seront plus consanguins. Il est donc très important pour la création d'une variété synthétique de connaître les effets des gènes qui conditionnent le plus la vigueur.

CONCLUSIONS

D'un point de vue théorique, trois notions ont été développées dans cette étude :

— notion de recombinaison gamétique, propre aux autopolyploïdes,

— notion de situations d'origine gamétique,

— notion de situations d'identité gamétique.

Elles ont permis l'étude d'un système de reproduction, chez les autotétraploïdes, dont les effets sur la structure génotypique de la population de départ sont assez complexes.

La connaissance de la structure en probabilité des parents ou « fondateurs » nous a conduit à introduire *la notion d'identité par hasard* dans des populations panmictiques. Elle évite de considérer comme gènes isoactifs indépendants des gènes qui sont en fait identiques, puisque descendants d'un même gène d'un ancêtre commun, mais s'unissant au hasard. Une telle situation se retrouve aussi chez les diploïdes. Cette distinction a permis l'étude de l'évolution de la structure génotypique d'une population d'individus tétraploïdes subissant le schéma de reproduction décrit.

Les notions utilisées dans cette étude permettent aussi d'étudier d'autres systèmes de reproduction du même type, mais en tenant compte des déviations par rapport à la panmixie. La structure génotypique à l'équilibre du système de reproduction envisagé sera aussi la structure à l'équilibre de tout système de reproduction en panmixie d'une structure de départ quelconque issue sans sélection de la même population, en particulier pour différentes situations qui se rencontrent dans l'amélioration des plantes allogames tétraploïdes :

— pour un hybride simple multiplié en panmixie, avec $k = 2$;

— pour un mélange de $k' = 2\ k$ hybrides simples indépendants multipliés en panmixie ;

— pour la situation dans laquelle le pollen étranger ou *allopollen* est favorisé par rapport au pollen propre d'une plante ou *autopollen* indépendamment de sa structure génétique ; dans ce cas, il y a plus de croisements qu'attendu dans la première génération de multiplication, mais cela ne change rien à la structure d'équilibre.

Enfin, du point de vue de l'amélioration des plantes allogames, l'étude réalisée est une nouvelle contribution au schéma « variétés synthétiques » chez les autotétraploïdes. Elle permet de préciser la génération la plus précoce où il est possible d'estimer la vigueur des variétés synthétiques à l'équilibre. Avec les hypothèses faites, *panmixie* et *absence d'épistasie*, les variations de vigueur attendues après la deuxième génération de multiplication doivent être de faible amplitude ; le sélectionneur pourra donc effectuer un tri dès ce niveau. Un tri dès la première génération de multiplication comporterait trop de risques.

Cette étude permettra aussi :

— d'interpréter les résultats sur l'évolution de la vigueur des variétés synthétiques au cours des générations de multiplication ; cette interprétation conduira à l'estimation de la valeur des différentes structures génotypiques, et à la prévision de la vigueur de la variété synthétique à l'équilibre ;

— d'agir sur le nombre de parents et leur niveau de consanguinité, en tenant compte des effets génétiques en cause.

A la station d'Amélioration des Plantes fourragères de Lusignan, différentes expériences sont en cours, sur deux espèces allogames autotétraploïdes : *Dactylis glomerata* L. et *Medicago sativa* L., pour montrer l'intérêt pratique de tels développements théoriques.

Reçu pour publication en octobre 1970.

SUMMARY

AN OTHER CONTRIBUTION TO THE STUDY OF VIGOUR OF TETRAPLOID SYNTHETIC VARIETIES IN ADVANCED GENERATIONS OF PANMIXIA

The mating system studied is very close to « synthetic varieties » used in breeding allogamous plants. A limited number of individuals is chosen at random in an inbred population derived without selection from an unlimited panmictic population in equilibrium. Obtained through random mating, the offsprings of these individuals are multiplied panmictically for several generations. This mating system differs with that of synthetic varieties by the absence of selection and no departure from panmixia.

It was possible to study the expectation of genotypic structure at any one locus by introducing the concepts of :

— gametic recombination, proper to autopolyploids,
— state of the gametic origin,
— state of gametic identity.

A numerical study has been done. It gives the advance of the genotypic structure in identity states through the generations of multiplication, according to the number of parents and their genotypic structure resulting from a variable number of selfed generations. Two extremes are also considered :

1. where all parents have a duplex structure ($P_2 = 1$) *i. e.*, the case of individuals obtained from diploids which had their chromosomes doubled,

2. where all parents have a nulliplex structure ($P_0 = 1$), which is also the case of any one synthetic variety where only the parental origin of the genes is considered and has therefore the advantage of being independant of the hypothesis of absence of selection.

This numerical study should make it possible to explain experimental results on the vigour of synthetic varieties in advanced generations of panmixia. With the hypotheses, the variation of vigour after the second generation of multiplication will be of lesser amplitude ; it will thus be possible for the plant breeder to estimate at that generation the vigour of the synthetic variety at equilibrium. If the genetic effects are known, it will be possible to predict the vigour.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BENNETT J. H., 1954. Panmixia with tetra and hexasomic inheritance. *Genetics*, **39**, 150-158.

BERNINGER E., 1967. Contribution à l'étude des modalités d'expression de l'hétérosis chez les autotétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 93-104.

BOUFFETTE A. R., 1966. *Contribution mathématique à la génétique des tétraploïdes.* Thèse doctorat, 3e Cycle Fac. Sci. Lyon, no d'ordre : 192, 74 p.

BOUFFETTE J., 1966. *Expression de la covariance chez les tétraploïdes.* Thèse doctorat, 3e Cycle Fac. Sci. Lyon, no d'ordre 193, 101 p.

BUSBICE Th., WILSIE C. P., 1966. Inbreeding depression and heterosis in autotetraploids with application to *Medicago sativa* L. *Euphytica*, **15**, 1, 52-67.

CLAVIER C., 1964. Le problème des variétés fourragères synthétiques. Leur création et leur conservation. *Fourrages*, **20**, 16-33.

DEMARLY Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des Plantes. Thèse Fac. Sci. Paris, *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, 307-400.

FISHER R. A., 1949. *Theory of inbreeding*. Oliver and Boyd. 120 p.

GALLAIS A., 1967 *a*. Modèle pour l'étude des effets génétiques. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 229-242.

GALLAIS A., 1967 *b*. Moyennes des populations tétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 3, 215-228.

GALLAIS A., 1968 *a*. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques tétraploïdes au cours des générations de multiplication. I. En panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 1, 5-15.

GALLAIS A., 1968 *b*. Étude théorique et comparée de différentes structures variétales chez les plantes allogames autotétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 2, 99-124.

GALLAIS A., 1968 *c*. Interactions between alleles and their variability in autotetraploids cross-fertilized plants. Consequences for selection. Vth Congress of Eucarpia. Milan, 31 sept. 1-2 oct. 1968. *Genet. agr.* **23**, p. 312-323.

GILLOIS M., 1964. *La relation d'identité en génétique*. Thèse Fac. Sci., Paris, 295 p.

GUY P., 1966. Étude de l'évolution de quelques structures autotétraploïdes au cours des générations de multiplication. *Genet. agr.*, **20**, 56-65.

GUY P., GENIER G., 1967. Structure et évolution au cours des générations de multiplication en panmixie d'un hybride autotétraploïde. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 3, 277-290.

JACQUARD A., 1968. Panmixie et consanguinité. Quelques précisions de langage. *Population*, **23**, 1065-1090.

KEMPTHORNE O., 1957. *An introduction to genetic statistics*. J. Wiley, New York, 545 p.

MALECOT G., 1948. *Les mathématiques de l'hérédité*. Masson, Paris, 63 p.

MATHER K., 1936. Segregation and linkage in autotetraploids. *J. Genet.*, **32**, 287-314.

ANNEXE

L'évolution de la structure génotypique en probabilité a été calculée en fonction :

1° De la structure des parents, déterminée par le nombre (n) de générations d'autofécondation (n de 0 à 20) et pour deux cas particuliers.

$P_{0(0)} = 1$ et $P_{2(0)} = 1$.

$P_{0(0)} = 1$ correspond au cas de lignées totalement homozygotes mais aussi à la situation où l'on attache d'importance qu'à l'origine parentale des gènes.

$P_{2(0)} = 1$ correspond au cas où les parents utilisés seraient issus par doublement chromosomique d'individus diploïdes non consanguins.

2° Du nombre (k) de parents (k de 1 à 16).

Pour simplifier la présentation des résultats, dans les tableaux qui suivent (n) ne varie que de 0 à 7 et (k) de 1 à 8 (k ne prend même que les valeurs 2, 4, 6 et 8, respectivement dans les tables A_3, A_4, A_5, A_6).

Pour chaque élément d'une table, c'est-à-dire pour k fixé (table A_1 et A_2) si $P_{0(0)} = 1$ ou $P_{2(0)} = 1$, et pour k et n fixé pour les autres tables la situation est la suivante :

— pour les colonnes (6) (vecteurs de la structure) :

1re colonne : structure à l'équilibre ($m = \infty$) ;

2e colonne : structure à la 4e génération de multiplication ($m = 4$)

3e colonne : structure à la 3e génération de multiplication ($m = 3$)

4e colonne : structure à la 2e génération de multiplication ($m = 2$)

5^{e} colonne : structure à la 1re génération de multiplication ($m = 1$)
6^{e} colonne : structure de départ (structure des parents, $m = 0$)
— pour les lignes, comme l'indique le tableau 7.

TABLEAU 7

Signification des lignes dans les résultats de l'application numérique i, j, k, l, gènes allèles
$\equiv$ signe d'identité
o signe d'indépendance

Ligne		Probabilité
1re	F	Pr ($i \equiv j$)
2^{e}	P_0	Pr ($i \equiv j \equiv k \equiv l$)
3^{e}	P_1	Pr ($i \equiv j \equiv k\ o\ l$)
4^{e}	$P_0 + 1/4\ P_1$	Pr ($i \equiv j \equiv k$)
5^{e}	P_2	Pr ($i \equiv j\ o\ k \equiv l$)
6^{e}	P_3	Pr ($i \equiv j\ o\ k\ o\ l$)
7^{e}	P_4	Pr ($i\ o\ j\ o\ k\ o\ l$)

Les figures illustrent les situations caractéristiques de l'évolution de la structure génotypique et tiennent compte de résultats non publiés. Sur les figures 2 (*a*), (*b*) et 3 (*a*) : (*b*), $m = 0, 1, 2, 3, 4$ représente le nombre de générations de multiplication.

TABLE A I

$P_0 = 1$

k	m = ∞	m = 4	m = 3	m = 2	m = 1	m = 0	
k = 1	1.000 00	+ 1.000 00	+ 1.000 00	+ 1.000 00	+ 1.000 00	+ 1.000 00	
	1.000 00	+ 1.000 00	+ .000 00	+ 1.000 00	+ 1.000 00	+ 1.000 00	
	.000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	
	1.000 00	+ 1.000 00	+ 1.000 00	+ 1.000 00	+ 1.000 00	+ 1.000 00	
	.000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	
	.000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	
	.000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	
k = 2	.499 99	+ .506 17	+ .518 51	+ .555 55	+ .666 66	+ 1.000 00	
	.125 00	+ .134 43	+ .154 32	+ .222 22	+ .500 00	+ 1.000 00	
	.499 99	+ .499 31	+ .493 82	+ .444 44	— .000 00	+ .000 00	
	.250 00	+ .259 25	+ .277 77	+ .333 33	+ .500 00	+ 1.000 00	
	.375 00	+ .366 25	+ .351 85	+ .333 33	+ .500 00	+ .000 00	
	.000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	
	.000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	
k = 3	.333 33	+ .341 56	+ .358 02	+ .407 40	+ .555 55	+ 1.000 00	
	.037 03	+ .042 72	+ .055 32	+ .102 88	+ .333 33	+ 1.000 00	
	.296 29	+ .306 45	+ .321 90	+ .329 21	— .000 00	+ .000 00	
	.111 11	+ .119 34	+ .135 80	+ .185 18	+ .333 33	+ 1.000 00	
	.222 22	+ .222 83	+ .227 70	+ .271 60	+ .666 66	+ .000 00	
	.444 44	+ .427 98	+ .395 06	+ .296 29	+ .000 00	+ .000 00	
	.000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	+ .000 00	
k = 4	.250 00	+ .259 25	+ .277 77	+ .333 33	+ .500 00	+ 1.000 00	
	.015 62	+ .019 29	+ .027 77	+ .062 50	+ .250 00	+ 1.000 00	
	.187 49	+ .200 61	+ .222 22	+ .250 00	— .000 00	+ .000 00	
	.062 49	+ .069 44	+ .083 33	+ .125 00	+ .250 00	+ 1.000 00	
	.140 62	+ .144 80	+ .157 40	+ .229 16	+ .750 00	+ .000 00	
	.562 49	+ .548 35	+ .518 51	+ .416 66	— .000 00	+ .000 00	
	.093 75	+ .086 93	+ .074 07	+ .041 66	+ .000 00	+ .000 00	
k = 5	.199 99	+ .209 87	+ .229 62	+ .288 88	+ .466 66	+ 1.000 00	
	.007 99	+ .010 54	+ .016 69	+ .043 55	+ .200 00	+ 1.000 00	
	.128 00	+ .141 51	+ .164 34	+ .199 11	— .000 00	+ .000 00	
	.040 00	+ .045 92	+ .057 77	+ .093 33	+ .200 00	+ 1.000 00	
	.095 99	+ .101 53	+ .117 33	+ .202 66	+ .800 00	+ .000 00	
	.576 00	+ .568 36	+ .549 92	+ .469 33	— .000 00	+ .000 00	
	.192 00	+ .178 04	+ .151 70	+ .085 33	+ .000 00	+ .000 00	
k = 6	.166 66	+ .176 95	+ .197 53	+ .259 25	+ .444 44	+ 1.000 00	
	.004 62	+ .006 50	+ .011 20	+ .032 92	+ .166 66	+ 1.000 00	
	.092 59	+ .105 67	+ .128 02	+ .164 60	— .000 00	+ .000 00	
	.027 77	+ .032 92	+ .043 20	+ .074 07	+ .166 66	+ 1.000 00	
	.069 44	+ .075 44	+ .092 59	+ .185 18	+ .833 33	+ .000 00	
	.555 55	+ .554 79	+ .548 69	+ .493 82	— .000 00	+ .000 00	
	.277 77	+ .257 58	+ .219 47	+ .123 45	+ .000 00	+ .000 00	
k = 7	.142 85	+ .153 43	+ .174 60	+ .238 09	+ .428 57	+ 1.000 00	
	.002 91	+ .004 35	+ .008 09	+ .026 23	+ .142 85	+ 1.000 00	
	.069 97	+ .082 35	+ .103 66	+ .139 94	— .000 00	+ .000 00	
	.020 40	+ .024 94	+ .034 01	+ .061 22	+ .142 85	+ 1.000 00	
	.052 47	+ .058 57	+ .076 23	+ .172 98	+ .857 14	+ .000 00	
	.524 78	+ .530 30	+ .535 57	+ .505 34	— .000 00	+ .000 00	
	.349 85	+ .324 41	+ .276 42	+ .155 49	+ .000 00	+ .000 00	
k = 8	.125 00	+ .135 80	+ .157 40	+ .222 22	+ .416 66	+ 1.000 00	F
	.001 95	+ .003 09	+ .006 17	+ .021 70	+ .125 00	+ 1.000 00	P_0
	.054 68	+ .066 31	+ .086 41	+ .121 52	— .000 00	+ .000 00	P_1
	.015 62	+ .019 67	+ .027 77	+ .052 08	+ .125 00	+ 1.000 00	$P_0 + 1/4 P_1$
	.041 01	+ .047 03	+ .064 81	+ .164 06	+ .875 00	+ .000 00	P_2
	.492 18	+ .503 21	+ .518 51	+ .510 41	— .000 00	+ .000 00	P_3
	.410 15	+ .380 33	+ .324 07	+ .182 29	+ .000 00	+ .000 00	P_4

TABLE A 2

$P_2 = 1$

	$m = \infty$		$m = 4$		$m = 3$		$m = 2$		$m = 1$		$m = 0$
$k = 1$	.499 99	+	.497 94	+	.493 82	+	.481 48	+	.444 44	+	0.333 33
	.125 00	+	.121 93	+	.115 91	+	.098 76	+	.055 55	+	.000 00
	.500 00	+	.499 92	+	.499 31	+	.493 82	+	.444 44	+	.000 00
	.250 00	+	.246 91	+	.240 74	+	.222 22	+	.166 66	+	.000 00
	.375 00	+	.378 14	+	.384 77	+	.407 40	+	.499 99	+	1.000 00
	.000 00	+	.000 00	+	.000 00	+	.000 00	+	.000 00	+	.000 00
	.000 00	+	.000 00	+	.000 00	+	.000 00	+	.000 00	+	.000 00
$k = 2$	.249 99	+	.251 02	+	.253 08	+	.259 25	+	.277 77	+	0.333 33
	.015 62	+	.016 01	+	.016 80	+	.019 29	+	.027 77	+	.000 00
	.187 50	+	.189 03	+	.192 04	+	.200 61	+	.222 22	+	.000 00
	.062 50	+	.063 27	+	.064 81	+	.069 44	+	.083 33	+	.000 00
	.140 62	+	.141 22	+	.143 68	+	.161 26	+	.305 55	+	1.000 00
	.562 50	+	.560 54	+	.554 18	+	.515 43	+	.222 22	+	.000 00
	.093 75	+	.093 18	+	.093 27	+	.103 39	+	.222 22	+	.000 00
$k = 3$	.166 66	+	.168 72	+	.172 83	+	.185 18	+	.222 22	+	0.333 33
	.004 62	+	.004 97	+	.005 71	+	.008 23	+	.018 51	+	.000 00
	.092 59	+	.095 31	+	.100 59	+	.115 22	+	.148 14	+	.000 00
	.027 77	+	.028 80	+	.030 86	+	.037 03	+	.055 55	+	.000 00
	.069 44	+	.070 67	+	.074 30	+	.094 65	+	.240 74	+	1.000 00
	.555 55	+	.555 19	+	.552 35	+	.526 74	+	.296 29	+	.000 00
	.277 77	+	.273 84	+	.267 03	+	.255 14	+	.296 29	+	.000 00
$k = 4$	.125 00	+	.127 57	+	.132 71	+	.148 14	+	.194 44	+	0.333 33
	.001 95	+	.002 20	+	.002 74	+	.004 72	+	.013 88	+	.000 00
	.054 68	+	.057 55	+	.063 10	+	.078 31	+	.111 11	+	.000 00
	.015 62	+	.016 58	+	.018 51	+	.024 30	+	.041 66	+	.000 00
	.041 01	+	.042 40	+	.046 29	+	.066 84	+	.208 33	+	1.000 00
	.492 18	+	.494 75	+	.497 94	+	.491 89	+	.333 33	+	.000 00
	.410 15	+	.403 08	+	.389 91	+	.358 21	+	.333 33	+	.000 00
$k = 5$	.099 99	+	.102 88	+	.108 64	+	.125 92	+	.177 77	+	0.333 33
	.001 00	+	.001 18	+	.001 58	+	.003 16	+	.011 11	+	.000 00
	.035 99	+	.038 73	+	.044 02	+	.058 46	+	.088 88	+	.000 00
	.009 99	+	.010 86	+	.012 59	+	.017 77	+	.033 33	+	.000 00
	.026 99	+	.028 38	+	.032 22	+	.052 24	+	.188 88	+	1.000 00
	.432 00	+	.437 22	+	.445 80	+	.456 69	+	.355 55	+	.000 00
	.504 00	+	.494 47	+	.476 35	+	.429 43	+	.355 55	+	.000 00
$k = 6$	.083 33	+	.086 41	+	.092 59	+	.111 11	+	.166 66	+	0.333 33
	.000 57	+	.000 71	+	.001 02	+	.002 31	+	.009 25	+	.000 00
	.025 46	+	.028 00	+	.032 92	+	.046 29	+	.074 07	+	.000 00
	.006 94	+	.007 71	+	.009 25	+	.013 88	+	.027 77	+	.000 00
	.019 09	+	.020 42	+	.024 11	+	.043 46	+	.175 92	+	1.000 00
	.381 94	+	.389 35	+	.402 37	+	.426 95	+	.370 37	+	.000 00
	.572 91	+	.561 49	+	.539 55	+	.480 96	+	.370 37	+	.000 00
$k = 7$	.071 42	+	.074 66	+	.081 12	+	.100 52	+	.158 73	+	0.333 33
	.000 36	+	.000 47	+	.000 72	+	.001 79	+	.007 93	+	.000 00
	.018 95	+	.021 29	+	.025 83	+	.038 15	+	.063 49	+	.000 00
	.005 10	+	.005 79	+	.007 18	+	.011 33	+	.023 80	+	.000 00
	.014 21	+	.015 47	+	.018 99	+	.037 68	+	.166 66	+	1.000 00
	.341 10	+	.350 31	+	.366 93	+	.402 54	+	.380 95	+	.000 00
	.625 36	+	.612 44	+	.587 50	+	.519 81	+	.380 95	+	.000 00
$k = 8$	.062 49	+	.065 84	+	.072 53	+	.092 59	+	.152 77	+	0.333 33
	.000 24	+	.000 32	+	.000 53	+	.001 45	+	.006 94	+	.000 00
	.014 64	+	.016 81	+	.021 00	+	.032 35	+	.055 55	+	.000 00
	.003 90	+	.004 53	+	.005 78	+	.009 54	+	.020 83	+	.000 00
	.010 98	+	.012 17	+	.015 53	+	.033 62	+	.159 72	+	1.000 00
	.307 61	+	.318 29	+	.337 87	+	.382 47	+	.388 88	+	.000 00
	.666 50	+	.652 38	+	.625 04	+	.550 08	+	.388 88	+	.000 00

TABLE A 3

$k = 2$

n	m = ∞	m = 4	m = 3	m = 2	m = 1	m = 0	
	.395 34 +	.399 36 +	.407 40 +	.431 51 +	.503 86 +	.720 91	
	.078 76 +	.084 34 +	.096 08 +	.136 05 +	.298 45 +	.519 41	
	.372 45 +	.373 05 +	.371 89 +	.349 52 +	.112 37 +	.263 46	
7	.171 87 +	.177 60 +	.189 06 +	.223 43 +	.326 55 +	.585 28	
	.251 24 +	.246 20 +	.238 08 +	.229 44 +	.345 12 +	.201 49	
	.279 64 +	.278 57 +	.276 04 +	.265 33 +	.205 10 +	.015 61	
	.017 89 +	.017 82 +	.017 88 +	.019 63 +	.038 94 +	.000 00	
	.374 41 +	.378 00 +	.385 17 +	.406 71 +	.471 30 +	.665 10	
	.069 80 +	.074 64 +	.084 82 +	.119 42 +	.259 70 +	.429 54	
	.346 94 +	.347 75 +	.347 35 +	.329 93 +	.131 73 +	.303 66	
6	.156 54 +	.161 58 +	.171 66 +	.201 90 +	.292 64 +	.505 46	
	.230 14 +	.225 79 +	.218 86 +	.212 40 +	.321 93 +	.235 55	
	.326 51 +	.325 29 +	.322 32 +	.309 10 +	.230 55 +	.031 20	
	.026 58 +	.026 51 +	.026 62 +	.029 13 +	.056 08 +	.000 02	
	.349 29 +	.352 36 +	.358 51 +	.376 94 +	.432 23 +	.598 12	
	.059 35 +	.063 33 +	.071 69 +	.100 07 +	.214 77 +	.327 93	
	.316 33 +	.317 35 +	.317 75 +	.305 82 +	.151 83 +	.339 50	
5	.138 43 +	.142 66 +	.151 13 +	.176 53 +	.252 73 +	.412 80	
	.206 27 +	.202 69 +	.197 14 +	.193 26 +	.296 65 +	.270 19	
	.378 11 +	.376 76 +	.373 33 +	.357 17 +	.255 97 +	.062 24	
	.039 92 +	.039 85 +	.040 07 +	.043 65 +	.080 76 +	.000 12	
	.319 15 +	.321 60 +	.326 51 +	.341 22 +	.385 35 +	.517 74	
	.047 39 +	.050 40 +	.056 71 +	.078 07 +	.163 96 +	.218 36	
	.279 60 +	.280 78 +	.281 93 +	.275 68 +	.169 75 +	.358 02	
4	.117 29 +	.120 59 +	.127 19 +	.146 99 +	.206 40 +	.307 87	
	.179 53 +	.176 82 +	.172 79 +	.171 84 +	.269 12 +	.299 38	
	.432 68 +	.431 23 +	.427 38 +	.408 11 +	.280 80 +	.123 45	
	.060 78 +	.060 75 +	.061 16 +	.066 27 +	.116 34 +	.000 77	
	.282 98 +	.284 69 +	.288 10 +	.298 35 +	.329 08 +	.421 29	
	.034 20 +	.036 16 +	.040 26 +	.054 08 +	.109 18 +	.111 11	
	.235 56 +	.236 75 +	.238 37 +	.237 17 +	.179 01 +	.333 33	
3	.093 09 +	.095 35 +	.099 85 +	.113 37 +	.153 93 +	.194 44	
	.149 87 +	.148 07 +	.145 63 +	.147 69 +	.238 43 +	.310 18	
	.486 21 +	.484 76 +	.480 67 +	.458 69 +	.305 53 +	.240 74	
	.094 13 +	.094 23 +	.095 05 +	.102 34 +	.167 83 +	.004 62	
	.239 58 +	.240 39 +	.242 02 +	.246 91 +	.261 57 +	.305 55	
	.020 67 +	.021 59 +	.023 53 +	.030 02 +	.055 55 +	.027 77	
	.182 94 +	.183 80 +	.185 18 +	.186 63 +	.166 66 +	.222 22	
2	.066 40 +	.067 54 +	.069 83 +	.076 67 +	.097 22 +	.083 33	
	.117 18 +	.116 19 +	.115 17 +	.119 70 +	.201 77 +	.277 77	
	.530 27 +	.528 99 +	.525 05 +	.502 05 +	.332 56 +	.444 44	
	.148 92 +	.149 40 +	.151 05 +	.161 58 +	.243 44 +	.027 77	
	.187 49 +	.187 24 +	.186 72 +	.185 18 +	.180 55 +	.166 66	
	.008 78 +	.008 91 +	.009 17 +	.010 07 +	.013 88 —	.000 00	
	.121 09 +	.120 98 +	.120 71 +	.119 40 +	.111 11 —	.000 00	
1	.039 06 +	.039 15 +	.039 35 +	.039 93 +	.041 66 —	.000 00	
	.081 05 +	.080 57 +	.080 33 +	.085 40 +	.152 77 +	.166 66	
	.546 87 +	.545 87 +	.542 52 +	.521 60 +	.361 11 +	.666 66	
	.242 18 +	.243 65 +	.247 25 +	.263 50 +	.361 11 +	.166 66	
	.124 99 +	.123 45 +	.120 37 +	.111 11 +	.083 33 —	.000 00	F
	.001 95 +	.001 81 +	.001 54 +	.000 86 —	.000 00 —	.000 00	P_0
	.054 68 +	.052 94 +	.049 38 +	.038 19 —	.000 00 —	.000 00	P_1
0	.015 62 +	.015 04 +	.013 88 +	.010 41 —	.000 00 —	.000 00	$P_0 + 1/4\ P_1$
	.041 01 +	.040 37 +	.039 60 +	.041 37 +	.083 33 +	.000 00	P_2
	.492 18 +	.490 29 +	.485 59 +	.464 12 +	.333 33 +	.000 00	P_3
	.410 15 +	.414 57 +	.423 86 +	.455 43 +	.583 33 +	1.000 00	P_4
n	*m* = ∞	*m* = 4	*m* = 3	*m* = 2	*m* = 1	*m* = 0	

TABLE A 4

$k = 4$

n	m = ∞		m = 4		m = 3		m = 2		m = 1		m = 0
	.197 67	+	.204 13	+	.217 05	+	.255 81	+	.372 08	+	.720 91
	.009 84	+	.012 05	+	.017 16	+	.037 92	+	.149 22	+	.519 41
	.132 49	+	.141 46	+	.156 68	+	.180 57	+	.056 18	+	.263 46
7	.042 96	+	.047 42	+	.056 33	+	.083 07	+	.163 27	+	.585 28
	.090 01	+	.092 33	+	.099 36	+	.139 58	+	.432 42	+	.201 49
	.549 44	+	.543 37	+	.530 53	+	.486 41	+	.303 74	+	.015 61
	.218 19	+	.210 76	+	.196 24	+	.155 49	+	.058 41	+	.000 00
	.187 20	+	.193 10	+	.204 90	+	.240 30	+	.346 50	+	.665 10
	.008 72	+	.010 65	+	.015 11	+	.033 19	+	.129 85	+	.429 54
	.121 63	+	.129 78	+	.143 72	+	.166 68	+	.065 86	+	.303 66
6	.039 13	+	.043 10	+	.051 04	+	.074 86	+	.146 32	+	.505 46
	.081 33	+	.083 37	+	.089 54	+	.124 86	+	.382 14	+	.235 55
	.543 29	+	.538 58	+	.528 49	+	.492 88	+	.338 01	+	.031 20
	.245 00	+	.237 60	+	.223 12	+	.182 36	+	.084 11	+	.000 02
	.174 64	+	.179 87	+	.190 33	+	.221 70	+	.315 80	+	.598 12
	.007 41	+	.009 02	+	.012 72	+	.027 68	+	.107 38	+	.327 93
	.108 75	+	.115 92	+	.128 31	+	.150 02	+	.075 91	+	.339 50
5	.034 60	+	.038 00	+	.044 80	+	.065 19	+	.126 36	+	.412 80
	.071 53	+	.073 26	+	.078 50	+	.108 52	+	.327 20	+	.270 19
	.534 01	+	.530 79	+	.523 68	+	.496 95	+	.368 35	+	.062 24
	.278 26	+	.270 98	+	.256 77	+	.216 81	+	.121 13	+	.000 12
	.159 57	+	.163 99	+	.172 84	+	.199 37	+	.278 96	+	.517 74
	.005 92	+	.007 16	+	.010 00	+	.021 44	+	.081 98	+	.218 36
	.093 59	+	.099 59	+	.110 11	+	.130 03	+	.084 87	+	.358 02
4	.029 32	+	.032 06	+	.037 53	+	.053 95	+	.103 20	+	.307 87
	.060 63	+	.062 03	+	.066 29	+	.090 69	+	.268 59	+	.299 38
	.519 84	+	.518 17	+	.514 09	+	.496 10	+	.390 08	+	.123 45
	.319 99	+	.313 03	+	.299 48	+	.261 72	+	.174 45	+	.000 77
	.141 49	+	.144 94	+	.151 85	+	.172 58	+	.234 76	+	.421 29
	.004 27	+	.005 11	+	.007 02	+	.014 65	+	.054 59	+	.111 11
	.075 99	+	.080 60	+	.088 86	+	.106 07	+	.089 50	+	.333 33
3	.023 27	+	.025 26	+	.029 24	+	.041 17	+	.076 96	+	.194 44
	.048 76	+	.049 82	+	.053 05	+	.071 67	+	.207 96	+	.310 18
	.497 78	+	.497 55	+	.496 29	+	.485 99	+	.396 57	+	.240 74
	.373 17	+	.366 90	+	.354 76	+	.321 60	+	.251 36	+	.004 62
	.119 79	+	.122 08	+	.126 67	+	.140 43	+	.181 71	+	.305 55
	.002 58	+	.003 02	+	.004 01	+	.007 89	+	.027 77	+	.027 77
	.056 07	+	.059 05	+	.064 57	+	.077 48	+	.083 33	+	.222 22
2	.016 60	+	.017 78	+	.020 15	+	.027 27	+	.048 61	+	.083 33
	.036 17	+	.036 86	+	.039 04	+	.051 90	+	.147 56	+	.277 77
	.462 68	+	.463 46	+	.464 13	+	.458 91	+	.378 47	+	.444 44
	.442 48	+	.437 58	+	.428 23	+	.403 78	+	.362 84	+	.027 77
	.093 74	+	.094 65	+	.096 45	+	.101 85	+	.118 05	+	.166 66
	.001 09	+	.001 21	+	.001 46	+	.002 41	+	.006 94	+	.000 00
	.034 66	+	.035 84	+	.038 10	+	.044 15	+	.055 55	+	.000 00
1	.009 76	+	.010 17	+	.010 99	+	.013 45	+	.020 83	—	.000 00
	.023 31	+	.023 60	+	.024 68	+	.031 96	+	.090 27	+	.166 66
	.405 27	+	.405 87	+	.406 20	+	.400 22	+	.319 44	+	.666 66
	.535 64	+	.533 46	+	.529 53	+	.521 24	+	.527 77	+	.166 66
	.062 49	+	.061 72	+	.060 18	+	.055 55	+	.041 66	+	.000 00
	.000 24	+	.000 22	+	.000 19	+	.000 10	—	.000 00	—	.000 00
	.014 64	+	.014 14	+	.013 11	+	.009 98	—	.000 00	—	.000 00
0	.003 90	+	.003 76	+	.003 47	+	.002 60	—	.000 00	—	.000 00
	.010 98	+	.010 80	+	.010 73	+	.012 98	+	.041 66	+	.000 00
	.307 61	+	.304 98	+	.299 12	+	.276 76	+	.166 66	+	.000 00
	.666 50	+	.669 84	+	.676 82	+	.700 15	+	.79 166	+	1.000 00

$k = 6$

n	m = ∞		m = 4		m = 3		m = 2		m = 1		m = 0
	.131 78	+	.139 05	+	.153 60	+	.197 24	+	.328 16	+	.720 91
	.002 91	+	.004 05	+	.006 88	+	.019 89	+	.099 48	+	.519 41
	.064 72	+	.073 47	+	.088 73	+	.116 48	+	.037 45	+	.263 46
7	.019 09	+	.022 42	+	.029 06	+	.049 01	+	.108 85	+	.585 28
	.044 03	+	.047 40	+	.056 92	+	.107 82	+	.461 52	+	.201 49
	.490 94	+	.494 77	+	.500 23	+	.498 97	+	.336 62	+	.015 61
	.397 37	+	.380 29	+	.347 22	+	.256 82	+	.064 90	+	.000 00
	.124 80	+	.131 47	+	.144 81	+	.184 83	+	.304 90	+	.665 10
	.002 58	+	.003 57	+	.006 05	+	.017 38	+	.086 56	+	.429 54
	.059 23	+	.067 13	+	.080 99	+	.106 91	+	.043 91	+	.303 66
6	.017 39	+	.020 36	+	.026 29	+	.044 11	+	.097 54	+	.505 46
	.039 67	+	.042 61	+	.050 91	+	.095 18	+	.402 21	+	.235 55
	.476 26	+	.480 73	+	.487 77	+	.493 62	+	.373 83	+	.031 20
	.422 24	+	.405 93	+	.374 26	+	.286 89	+	.093 46	+	.000 02
	.116 43	+	.122 37	+	.134 27	+	.169 95	+	.276 99	+	.598 12
	.002 19	+	.003 02	+	.005 08	+	.014 46	+	.071 59	+	.327 93
	.052 73	+	.059 62	+	.071 80	+	.095 46	+	.050 61	+	.339 50
5	.015 38	+	.017 93	+	.023 03	+	.038 33	+	.084 24	+	.412 80
	.034 75	+	.037 22	+	.044 18	+	.081 19	+	.337 38	+	.270 19
	.457 69	+	.462 78	+	.471 35	+	.484 11	+	.405 82	+	.062 24
	.452 62	+	.437 33	+	.407 57	+	.324 75	+	.134 59	+	.000 12
	.106 38	+	.111 46	+	.121 62	+	.152 09	+	.243 50	+	.517 74
	.001 75	+	.002 39	+	.003 97	+	.011 16	+	.054 65	+	.218 36
	.045 11	+	.050 81	+	.061 00	+	.081 83	+	.056 58	+	.358 02
4	.013 03	+	.015 09	+	.019 22	+	.031 62	+	.068 80	+	.307 87
	.029 28	+	.031 25	+	.036 77	+	.066 06	+	.268 41	+	.299 38
	.433 87	+	.439 46	+	.449 28	+	.467 93	+	.426 51	+	.123 45
	.489 97	+	.476 07	+	.448 95	+	.373 00	+	.193 82	+	.000 77
	.094 32	+	.098 36	+	.106 43	+	.130 65	+	.203 31	+	.421 29
	.001 26	+	.001 70	+	.002 77	+	.007 57	+	.036 39	+	.111 11
	.036 30	+	.040 63	+	.048 49	+	.065 68	+	.059 67	+	.333 33
3	.010 34	+	.011 86	+	.014 89	+	.024 00	+	.051 31	+	.194 44
	.023 34	+	.024 78	+	.028 81	+	.050 19	+	.197 80	+	.310 18
	.402 74	+	.408 49	+	.418 86	+	.441 03	+	.426 91	+	.240 74
	.536 32	+	.524 38	+	.501 04	+	.435 50	+	.279 21	+	.004 62
	.079 86	+	.082 64	+	.088 22	+	.104 93	+	.155 09	+	.305 55
	.000 76	+	.000 99	+	.001 55	+	.004 02	+	.018 51	+	.027 77
	.026 45	+	.029 23	+	.034 40	+	.046 77	+	.055 55	+	.222 22
2	.007 37	+	.008 30	+	.010 15	+	.015 72	+	.032 40	+	.083 33
	.017 09	+	.017 99	+	.020 55	+	.034 23	+	.129 50	+	.277 77
	.361 02	+	.366 20	+	.375 64	+	.396 65	+	.393 77	+	.444 44
	.594 66	+	.585 56	+	.567 83	+	.518 30	+	.402 64	+	.027 77
	.062 49	+	.063 78	+	.066 35	+	.074 07	+	.097 22	+	.166 66
	.000 32	+	.000 39	+	.000 54	+	.001 17	+	.004 62	—	.000 00
	.016 05	+	.017 21	+	.019 43	+	.025 39	+	.037 03	—	.000 00
1	.004 34	+	.004 69	+	.005 40	+	.007 52	+	.013 88	—	.000 00
	.010 81	+	.011 19	+	.012 37	+	.019 20	+	.069 44	+	.166 66
	.303 24	+	.306 33	+	.311 84	+	.322 78	+	.305 55	+	.666 66
	.669 56	+	.664 85	+	.655 80	+	.631 43	+	.583 33	+	.166 66
	.041 66	+	.041 15	+	.040 12	+	.037 03	+	.027 77	—	.000 00
	.000 07	+	.000 06	+	.000 05	+	.000 03	+	.000 00	—	.000 00
	.006 65	+	.006 41	+	.005 94	+	.004 50	+	.000 00	—	.000 00
0	.001 73	+	.001 67	+	.001 54	+	.001 15	+	.000 00	—	.000 00
	.004 99	+	.004 91	+	.004 97	+	.006 84	+	.027 77	+	.000 00
	.219 61	+	.217 42	+	.212 62	+	.194 83	+	.111 11	+	.000 00
	.768 66	+	.771 17	+	.776 40	+	.793 78	+	.861 11	+	1.000 00

TABLE A6

$k = 8$

n	$m = \infty$		$m = 4$		$m = 3$		$m = 2$		$m = 1$		$m = 0$
	.098 83	+	.106 51	+	.121 87	+	.167 95	+	.306 19	+	.720 91
	.001 23	+	.001 92	+	.003 77	+	.013 08	+	.074 61	+	.519 41
	.038 04	+	.045 77	+	.059 36	+	.085 17	+	.028 09	+	.263 46
7	.010 74	+	.013 36	+	.018 61	+	.034 37	+	.081 63	+	.585 28
	.025 90	+	.029 28	+	.039 10	+	.093 12	+	.476 07	+	.201 49
	.419 68	+	.431 66	+	.452 28	+	.487 48	+	.353 06	+	.015 61
	.515 13	+	.491 35	+	.445 46	+	.321 13	+	.068 15	+	.000 00
	.093 60	+	.100 65	+	.114 76	+	.157 10	+	.284 10	+	.665 10
	.001 09	+	.001 69	+	.003 31	+	.011 42	+	.064 92	+	.429 54
	.034 77	+	.041 73	+	.054 03	+	.077 95	+	.032 93	+	.303 66
6	.009 78	+	.012 13	+	.016 82	+	.030 90	+	.073 16	+	.505 46
	.023 30	+	.026 25	+	.034 79	+	.081 56	+	.412 25	+	.235 55
	.404 13	+	.416 05	+	.437 02	+	.477 09	+	.391 74	+	.031 20
	.536 68	+	.514 25	+	.470 82	+	.351 95	+	.098 13	+	.000 02
	.087 32	+	.093 63	+	.106 24	+	.144 07	+	.257 59	+	.598 12
	.000 92	+	.001 43	+	.002 77	+	.009 49	+	.053 69	+	.327 93
	.030 89	+	.036 95	+	.047 72	+	.069 34	+	.037 95	+	.339 50
5	.008 65	+	.010 67	+	.014 71	+	.026 82	+	.063 18	+	.412 80
	.020 38	+	.022 85	+	.029 97	+	.068 81	+	.342 47	+	.270 19
	.384 92	+	.396 61	+	.417 64	+	.461 86	+	.424 55	+	.062 24
	.562 87	+	.542 14	+	.501 87	+	.390 48	+	.141 32	+	.000 12
	.079 78	+	.085 19	+	.096 00	+	.128 45	+	.225 77	+	.517 74
	.000 74	+	.001 13	+	.002 16	+	.007 30	+	.040 99	+	.218 36
	.026 36	+	.031 35	+	.040 32	+	.059 11	+	.042 43	+	.358 02
4	.007 33	+	.008 97	+	.012 24	+	.022 08	+	.051 60	+	.307 87
	.017 12	+	.019 08	+	.024 69	+	.055 08	+	.268 32	+	.299 38
	.360 94	+	.372 14	+	.392 68	+	.439 33	+	.444 72	+	.123 45
	.594 82	+	.576 28	+	.540 12	+	.439 15	+	.203 51	+	.000 77
	.070 74	+	.075 07	+	.083 72	+	.109 69	+	.187 59	+	.421 29
	.000 53	+	.000 80	+	.001 50	+	.004 94	+	.027 29	+	.111 11
	.021 13	+	.024 90	+	.031 78	+	.047 05	+	.044 75	+	.333 33
3	.005 81	+	.007 02	+	.009 44	+	.016 70	+	.038 48	+	.194 44
	.013 60	+	.015 02	+	.019 05	+	.040 80	+	.192 72	+	.310 18
	.330 65	+	.340 87	+	.359 89	+	.405 73	+	.442 09	+	.240 74
	.634 07	+	.618 39	+	.587 75	+	.501 45	+	.293 13	+	.004 62
	.059 89	+	.062 92	+	.068 99	+	.087 19	+	.141 78	+	.305 55
	.000 32	+	.000 46	+	.000 83	+	.002 60	+	.013 88	+	.027 77
	.015 30	+	.017 72	+	.022 22	+	.033 06	+	.041 66	+	.222 22
2	.004 15	+	.004 89	+	.006 38	+	.010 86	+	.024 30	+	.083 33
	.009 90	+	.010 78	+	.013 27	+	.026 71	+	.120 46	+	.277 77
	.291 70	+	.300 04	+	.315 73	+	.354 91	+	.401 42	+	.444 44
	.682 76	+	.670 98	+	.647 92	+	.582 70	+	.422 55	+	.027 77
	.046 87	+	.048 35	+	.051 31	+	.060 18	+	.086 80	+	.166 66
	.000 13	+	.000 17	+	.000 27	+	.000 73	+	.003 47	+	.000 00
	.009 21	+	.010 23	+	.012 19	+	.017 45	+	.027 77	—	.000 00
1	.002 44	+	.002 73	+	.003 32	+	.005 09	+	.010 41	+	.000 00
	.006 21	+	.006 58	+	.007 69	+	.013 94	+	.059 02	+	.166 66
	.240 35	+	.245 18	+	.254 23	+	.276 43	+	.298 61	+	.666 66
	.744 07	+	.737 81	+	.725 60	+	.691 42	+	.611 11	+	.166 66
	.031 24	+	.030 86	+	.030 09	+	.027 77	+	.020 83	+	.000 00
	.000 03	+	.000 02	+	.000 02	+	.000 01	+	.000 00	+	.000 00
	.003 78	+	.003 64	+	.003 37	+	.002 54	+	.000 00	—	.000 00
0	.000 97	+	.000 94	+	.000 86	+	.000 65	+	.000 00	+	.000 00
	.002 83	+	.002 79	+	.002 88	+	.004 44	+	.020 83	+	.000 00
	.170 28	+	.168 47	+	.164 51	+	.150 04	+	.083 33	+	.000 00
	.823 05	+	.825 05	+	.829 20	+	.842 94	+	.895 83	+	1.000 00

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (2), 169-178.

RECHERCHE D'UNE MÉTHODE PRATIQUE DE SÉLECTION POUR LA FERMETÉ DU FRUIT CHEZ LA TOMATE

G. ANAÏS

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.
84 - Montfavet

RÉSUMÉ

En vue de mettre au point une méthode de sélection pour la fermeté du fruit chez la tomate, nous avons entrepris l'étude systématique du caractère de fermeté de la chair, mesurée au pénétromètre. Nous avons utilisé comme géniteur de fermeté la variété *Heinz 1370*. Avec les différentes variétés testées, nous avons pu établir une échelle objective de valeurs de fermeté. Nos résultats confirment la récessivité du caractère de fermeté de *Heinz 1370*. L'étude des divers croisements, poursuivie jusqu'en F_4. n'a pas permis de prouver une hérédité simple du caractère de fermeté de la chair. Nous avons pu mettre en évidence une corrélation inverse hautement significative entre fermeté de la chair et densité du fruit. Les fruits les plus fermes sont les plus légers. La faible densité des fruits fermes ne semble liée à aucun caractère défavorable.

Mots clés : *fermeté, pénétromètre, sélection, tomate.*

Avec l'extension de la récolte mécanique des tomates aux U. S. A., un travail de sélection pour la fermeté du fruit s'est développé. Cette sélection a abouti à la création de variétés d'une fermeté nettement supérieure à celles des variétés traditionnellement commercialisées en frais (C. A. JOHN, C. C. WYATT, 1964). Dans le cadre de l'amélioration de la qualité du fruit, il a été décidé de s'intéresser au caractère de fermeté à la Station d'Amélioration des Plantes maraîchères de Montfavet. Les travaux conduits en 1968, 1969, 1970 ont eu pour but la mise au point d'une méthode permettant de sélectionner des plantes individuelles pour le caractère de fermeté de la chair, mesuré de façon objective. L'étude systématique du caractère a été conduite jusqu'en F_4.

Selon les études faites sur certaines variétés américaines (M. N. K. EL SAYED, 1965), notamment sur *ES 24* (même origine de fermeté que *Heinz 1370*), le caractère mou chez la tomate est dominant et serait sous l'influence d'un gène majeur et de modificateurs. La présence de ce gène dominant entraînerait une faible teneur de la chair en pectines.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — *Matériel végétal*

Les travaux ont porté sur huit variétés témoins (dont un hybride F_1), quatre F_1, trois F_2, sept F_3 et dix F_4.

— Témoins : *Heinz 1370*, *Montfavet 63-5* (F_1), *Pieralbo*, *Montfavet 170*, *Vaillance*, *Monalbo*, *Campbell 1327*, *Galaxy*.

— F_1 : *Monalbo* × *Heinz 1370*, *Pieralbo* × *Heinz 1370*, *Monalbo* × *Campbell 1327*, *Pieralbo* × *Campbell 1327*.

— F_2, F_3 et F_4 : *Monalbo* × *Heinz 1370*, *Pieralbo* × *Heinz 1370*, *Monalbo* × *Campbell 1327*.

2. — *Appareil de mesure*

Nous avons utilisé le pénétromètre mis au point par la Station de Technologie des Produits végétaux de Montfavet. L'appareil permet de mesurer et d'enregistrer dans des conditions opératoires reproductibles la force (en grammes) nécessaire pour faire pénétrer dans la chair du fruit un embout cylindrique à extrémité plane d'un diamètre donné (fig. 1).

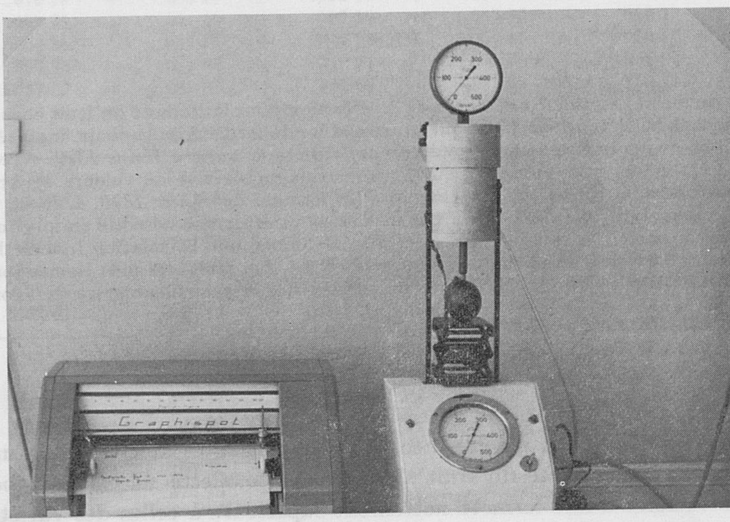


FIG. 1. — *Sélection de la Tomate pour la fermeté du fruit*

3. — *Conduite des mesures*

En vue d'étudier l'évolution de la fermeté en cours de conservation, les fruits récoltés à l'apparition d'un début de coloration à l'attache du style (point rose) ont été partagés en deux lots placés respectivement à 20°C et 30°C en pièces climatisées, et conservés pendant des durées allant jusqu'à 3 semaines. En 1969 nous avons étudié l'évolution de *Heinz 1370* et *Campbell 1327*. En 1970 nous avons ajouté *Monalbo* et *Pieralbo*. Les plantes à tester étaient plantées selon un dispositif d'essai bloc à 4 répétitions de 10 plantes. Pour les autres études, les fruits cueillis au stade « point rose », étaient placés à 20°C en pièce climatisée et mesurés au bout de 7 jours de conservation. Nous avons effectué les mesures en 4 points de la section équatoriale du fruit préalablement pelée au point de mesure. De cette façon, nous mesurions exclusivement la fermeté de la chair. La valeur de fermeté retenue pour chaque fruit est la moyenne des 4 mesures effectuées avec un embout de 8 mm de diamètre. Nous n'avons mesuré que les fruits parfaitement sains, bien colorés et indemnes de toute tache, fente ou blessure.

En 1968, nous avons mesuré les diamètres équatoriaux et polaires, le poids des fruits et le nombre de loges.

En 1969, nous avons mesuré la densité des fruits selon la méthode décrite par L. J. KUSHMAN et D. T. POPE (1968) (pesée des fruits immergés). Les teneurs en sucres et en acides ont été déterminées par la Station de Technologie des Produits végétaux de Montfavet.

En 1970, nous avons déterminé les teneurs de matière sèche au réfractomètre. Nous avons mesuré en moyenne 5 fruits par plante (avec un minimum de 3 fruits). Les valeurs obtenues pour les variétés ou les lignées sont les moyennes calculées sur 10 à 20 plantes. Donc pour chaque variété ou lignée nous avons mesuré de 50 à 100 fruits.

II. — RÉSULTATS

1. — *Évolution de la fermeté*

Les résultats montrent que toutes les variétés évoluent à la même vitesse. La fermeté au stade mûr dépend de la fermeté au stade tournant (2 à 3 jours après la récolte), les plus grands écarts sont observés entre les 6e et 7e jours de conservation (fig. 2). Nos résultats sont en accord avec ceux de C. B. HALL (1964).

2. — *Échelle de fermeté*

Les résultats des mesures ont permis d'établir une échelle témoin de fermeté à l'aide des 8 variétés testées (tabl. 1).

3. — *Hérédité du caractère*

Nous avons regroupé dans le tableau 2 les valeurs des parents, F_1 et F_2.

L'étude des F_1 et F_2 du croisement *Monalbo* × *Heinz 1370* confirme l'hypothèse de dominance du caractère mou. La F_1 est proche du parent le plus mou, et la F_2 en ségrégation avec un maximum de plantes à fruits mous. En F_3 la plupart des lignées issues de plantes F_2 fermes ne sont pas fixées pour ce caractère, en F_4 nous trouvons encore des lignées en disjonction (fig. 3 et 4).

Les résultats des croisements, *Pieralbo* × *Heinz 1370* (fruit ferme × fruit ferme) *Monalbo* × *Campbell 1327* (fruit mou × fruit mou) et *Pieralbo* × *Campbell* (fruit ferme × fruit mou) semblent indiquer un déterminisme complexe pour le caractère de fermeté. Nous avons pu dans la descendance d'un croisement de deux fruits mous (*Monalbo* × *Campbell 1327*), obtenir des lignées fixées pour la fermeté. Dans la descendance issue de deux fruits fermes (*Pieralbo* × *Heinz 1370*) nous avons obtenu des lignées plus molles que les deux parents.

4. — *Étude des corrélations*

L'étude d'éventuelles corrélations pouvant exister entre la fermeté et d'autres caractères du fruit, commencée en 1968, nous avait montré qu'il n'existe pas de corrélation entre la fermeté de la chair et le nombre de loges, ni la taille du fruit. Par contre, nous avons mis en évidence une relation inverse entre la densité approchée Δ (calculée d'après les poids P et diamètres moyens D) et la fermeté, telle que le produit du logarithme de la fermeté par la densité égale une constante (tabl. 3).

En 1969 nous avons retrouvé cette même corrélation inverse (hautement signi-

TABLEAU 1

Échelle de fermeté

Variétés	Fermeté : force en g (embout de ∅ 8 mm)				Moyenne en % de *Heinz 1370*
	1968	1969	1970	Moyenne	
Heinz 1370	860	650	600	700	100
Montfavet 63-5	850	410	500	590	84
Pieralbo	820	350	500	560	80
Montfavet 170	730	340	450	510	73
Vaillance	670	330	—	500	71
Monalbo	550	230	440	410	59
Campbell 1327	510	320	350	390	56
Galaxy	440	310	—	380	54

TABLEAU 2

Hérédité de la fermeté de la chair

Répartition des plantes (p. 100) en fonction de la fermeté du fruit

Variétés	Fermeté : force en g (embout de ∅ 8 mm)									Moy.	Nbre plantes
	300	400	500	600	700	800	900	1 000	1 100		
Heinz 1370				6	13	19	37	19	6	860	16
Campbell 1327		41	25	34						510	12
Monalbo		5	32	58	5					550	19
Pieralbo				34	16	16	34			820	7
F_1											
Monalbo × Heinz 1370.....			15	15	39	26	5			700	19
Pieralbo × Heinz 1370.....		6	17	17	39	11	5	5		680	18
Monalbo × Campbell 1327..		5	21	21	32	5	—	11	5	670	19
Pieralbo × Campbell 1327..		15	—	31	23	—	8	15	8	710	13
F_2											
Monalbo × Heinz 1370.....		16	25	30	14	10	5			600	268
Pieralbo × Heinz 1370.....		1	11	22	26	19	11	5	5	730	194
Monalbo × Campbell 1327..	8	29	30	20	6	4	2	1		550	268

La répartition n'est pas normale pour *Pieralbo*, le nombre de plantes étudiées (7) est faible.

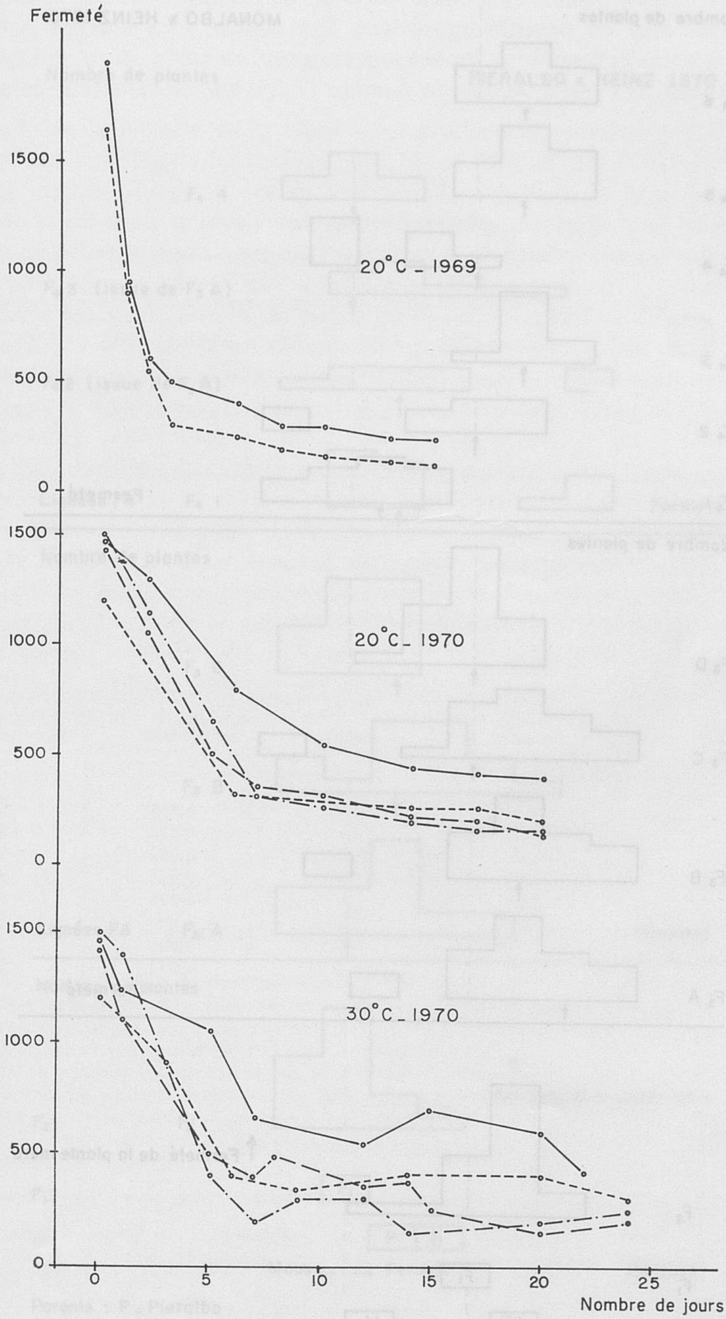


FIG. 2. — *Évolution de la fermeté en cours de conservation*

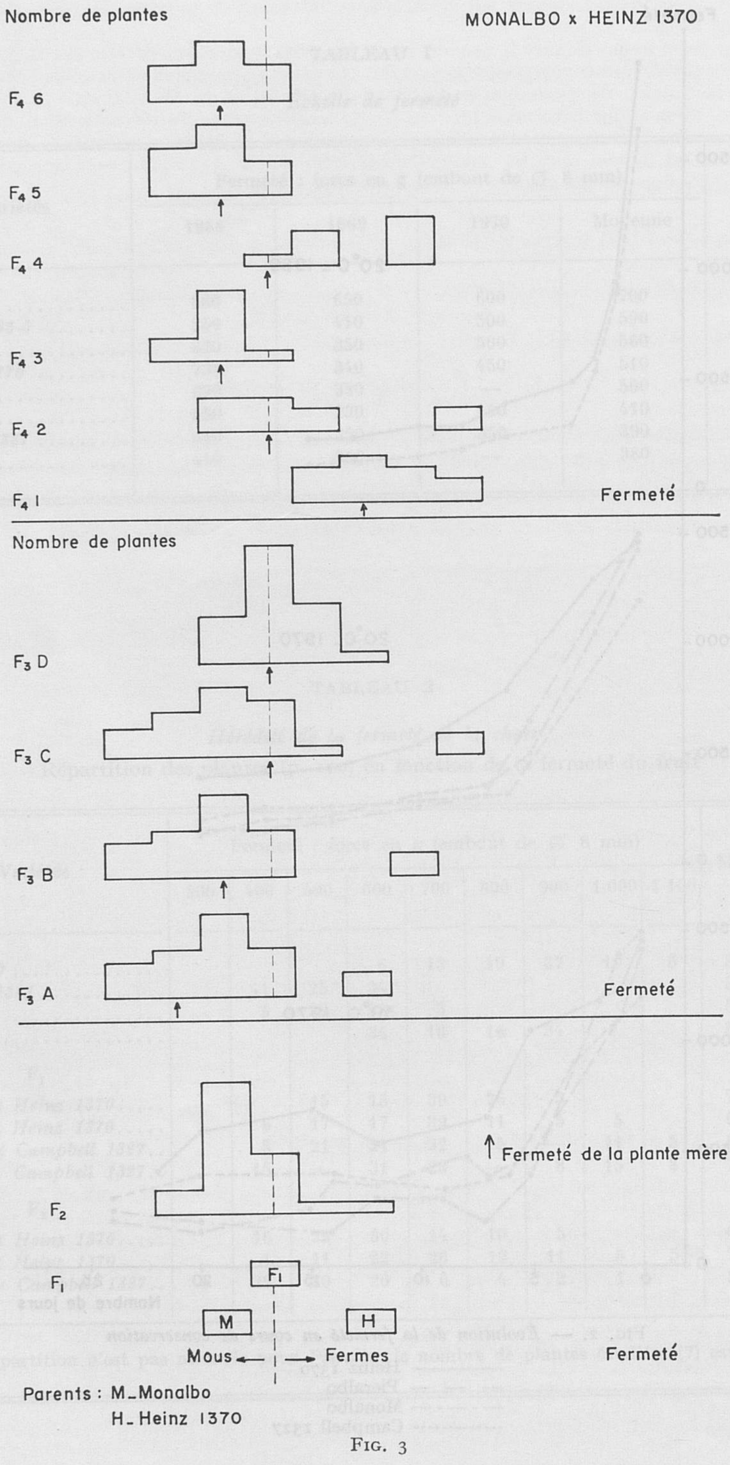

Nombre de plantes
MONALBO x HEINZ 1370
F_4 6
F_4 5
F_4 4
F_4 3
F_4 2
F_4 1
Fermeté
Nombre de plantes
F_3 D
F_3 C
F_3 B
F_3 A
Fermeté
↑ Fermeté de la plante mère
F_2
F_1
F_1
M
H
Mous ← → Fermes
Fermeté
Parents : M_Monalbo
H_Heinz 1370

FIG. 3

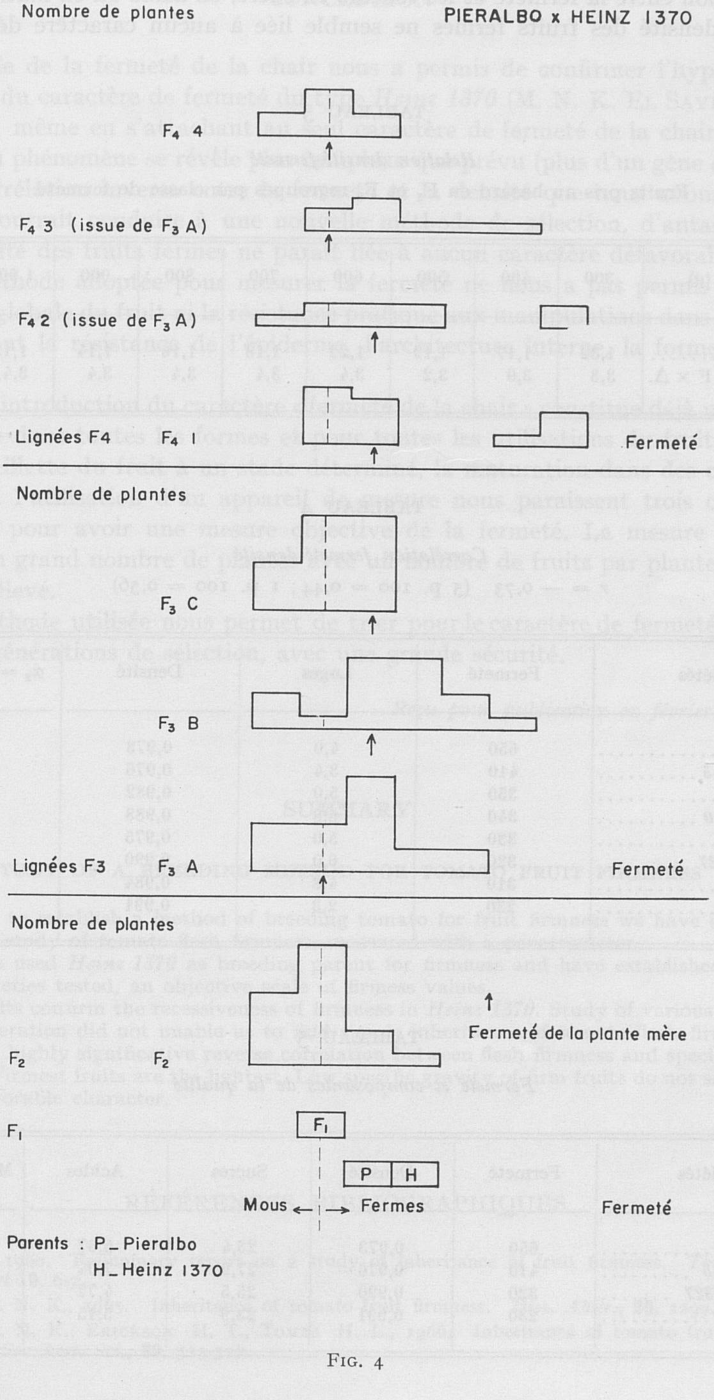

Nombre de plantes
PIERALBO x HEINZ 1370
F_4 4
F_4 3 (issue de F_3 A)
F_4 2 (issue de F_3 A)
Lignées F4
F_4 1
Fermeté
Nombre de plantes
F_3 C
F_3 B
Lignées F3
F_3 A
Fermeté
Nombre de plantes
Fermeté de la plante mère
F_2
F_2
F_1
F_1
P
H
Mous
Fermes
Fermeté
Parents : P_ Pieralbo
H_ Heinz 1370

FIG. 4

ficative) entre densité vraie *d* et fermeté (tabl. 4). Ce résultat confirme la corrélation établie en 1968 avec les densités approchées. Par contre, nous n'avons pas trouvé de corrélation entre la fermeté et les teneurs en sucre, en acide ou en matière sèche. La faible densité des fruits fermes ne semble liée à aucun caractère défavorable (tabl. 5).

TABLEAU 3

Relation densité-fermeté

Fruits pris au hasard en F_1 et F_2 regroupés par classe de fermeté

Fermeté (g)	300	400	500	600	700	800	900	1 000	1 100
Densité	1,32	1,17	1,19	1,22	1,18	1,16	1,14	1,13	1,14
Cte $\alpha_1 = \log F \times \Delta$.	3,3	3,0	3,2	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4	3,5

TABLEAU 4

Corrélation fermeté-densité

$r = -0{,}73$ (5 p. 100 = 0,44 ; 1 p. 100 = 0,56)

Variétés	Fermeté	Loges	Densité	$\alpha_2 = \log F \times d$
Heinz 1370	650	4,0	0,973	2,7
Montfavet 63-5	410	3,4	0,976	2,6
Pieralbo	350	5,0	0,982	2,5
Montfavet 170	340	6,8	0,988	2,5
Vaillance	330	5,0	0,975	2,5
Campbell 1327	320	6,0	0,990	2,5
Galaxy	310	4,8	0,984	2,5
Monalbo	230	2,3	0,991	2,3

TABLEAU 5

Fermeté et composantes de la qualité

Variétés	Fermeté	Densité	Sucres	Acides	Matière sèche
Heinz 1370	650	0,973	23,4	5,67	3,5
Mntfavet 63-5	410	0,976	27,9	7,04	3,5
Caompbell 1327	320	0,990	25,5	4,77	—
Monalbo	230	0,991	23,9	5,15	3,6

CONCLUSION

L'étude de la fermeté de la chair nous a permis de confirmer l'hypothèse de récessivité du caractère de fermeté du type *Heinz 1370* (M. N. K. EL SAYED, 1965). Cependant, même en s'attachant au seul caractère de fermeté de la chair, le déterminisme du phénomène se révèle plus complexe que prévu (plus d'un gène en cause).

La corrélation inverse entre la fermeté et la densité que nous avons mise en évidence pourrait conduire à une nouvelle méthode de sélection, d'autant que la faible densité des fruits fermes ne paraît liée à aucun caractère défavorable.

La méthode adoptée pour mesurer la fermeté ne nous a pas permis d'étudier la fermeté globale du fruit ni la résistance pratique aux manipulations dans lesquelles interviennent la résistance de l'épiderme, l'architecture interne, la forme du fruit et sa taille.

Mais l'introduction du caractère « fermeté de la chair » constitue déjà un progrès appréciable dans toutes les formes et pour toutes les utilisations du fruit.

La cueillette du fruit à un stade déterminé, la maturation dans des conditions définies, et l'utilisation d'un appareil de mesure nous paraissent trois conditions nécessaires pour avoir une mesure objective de la fermeté. La mesure peut-être faite sur un grand nombre de plantes avec un nombre de fruits par plante relativement peu élevé.

La méthode utilisée nous permet de trier pour le caractère de fermeté dans les premières générations de sélection, avec une grande sécurité.

Reçu pour publication en février 1970.

SUMMARY

STUDY OF A BREEDING METHOD FOR TOMATO FRUIT FIRMNESS

In order to establish a method of breeding tomato for fruit firmness we have enter upon a systematic study of tomato flesh firmness, measured with a penetrometer.

We have used *Heinz 1370* as breeding parent for firmness and have established with the different varieties tested, an objective scale of firmess values.

Our results confirm the recessiveness of firmness in *Heinz 1370*. Study of various progenies, up to F_4 generation did not unable us to find simple inheritance of tomato flesh firmness. We have found a highly significative reverse correlation between flesh firmness and specific gravity of the fruit. Firmest fruits are the lightest. Low specific gravity of firm fruits do not seem linked to any unfavorable character.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALVAREZ E., 1960. Preliminary report on a study of inheritance of fruit firmness. *Tomato Genet. Coop., Report* **10**, 6-7.

EL SAYED M. N. K., 1965. Inheritance of tomato fruit firmness. *Diss. Abstr.*, **26**, 1299.

EL SAYED M. N. K., ERICKSON H. T., TOMES H. L., 1966. Inheritance of tomato fruit firmness. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **89**, 523-527.

El Sayed M. N. K., Erickson H. T., Tomes H. L., 1966. Pectic substance in tomato as related to whole fruit firmness and inheritance. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **89**, 528-531.

Hall C. B., 1964. Firmness and color of some tomato varieties during ripening and according to harvest dates. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **84**, 507-512.

John C. A., Wyatt C. C., 1964. Three new firm fleshed tomato varieties with resistance to cracking and disease. *Vegetable Growers Messenger*. August 1964, **8**.

John C. A., Pearson O. H., 1966. Firm textured tomato types. Breeding record. *Tomato Genet. Coop., Report* **16**, 62.

Kushman L. J., Pope D. T., 1968. Procedure for determining intercellular space of roots and specific gravity of sweet potato root tissue. *Hortscience*, **3**, 1, 44-45.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (2), 179-220.

LA COMPÉTITION POLLINIQUE CHEZ LE LIN CULTIVÉ [1]

F. PLONKA

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques,
78 - Versailles

RÉSUMÉ

L'étude de disjonctions anormales de la couleur des fleurs a conduit à mettre en évidence chez le Lin cultivé l'existence d'un système d'incompatibilité atténué par l'effet de gènes secondaires qui serait de type sporophytique pour les spécificités mais gamétophytique pour leur activation dans le pollen. Certaines variétés ont muté pour l'activation des spécificités dans le pollen, celle des styles restant intacte. Un gène gamétophytique femelle, lié au locus d'incompatibilité, conduit, en phase de répulsion, à une sélection de gamètes inverse d'un sexe à l'autre. Un haut degré d'hétérozygotie est alors maintenu pour cette région de chromosome malgré l'autogamie.

Mots clés : *Biologie florale, disjonctions anormales, évolution, génétique des populations, incompatibilité, pollen, sélection gamétophytique.*

I. — INTRODUCTION

Ce sont les recherches sur les causes des disjonctions anormales de la couleur des fleurs qui ont mis en évidence la compétition pollinique chez le Lin cultivé. Les exceptions apparentes aux lois de Mendel se rencontrent assez souvent. Dans le travail déjà ancien de RED et STANTON en 1938 sur la résistance au charbon nu de l'Avoine, le croisement monofactoriel *Gothland* × *Markton* présente un déficit de types sensibles en F_2. Chez le Blé, PAQUET (1956) observe aussi des disjonctions aberrantes pour les caractères de couleur et d'aristation de l'épi. Il y a un excédent hautement significatif d'épis blancs qui sont récessifs et un déficit encore plus significatif d'épis barbus eux aussi récessifs. De plus, ces écarts aux proportions mendéliennes varient fortement d'un croisement à l'autre comme c'est de règle chez le Lin pour la couleur des fleurs. Chez le Colza, MORICE (1960) observe un déficit de fleurs blanches pour certains croisements jaune orangé clair × blanc crème.

(1) Article principal de thèse de Doctorat ès sciences présentée à la Faculté des Sciences de Paris, pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences, soutenue le 22 février 1971.

On retrouve le même phénomène dans le règne animal où une compétition entre spermatozoïdes doit être en jeu. Les allèles t^n de la souris, causant une atrophie de la queue plus ou moins prononcée (anourie), font l'objet de nombreux travaux. KAICHIRO YASSAGISAWA, DUNN et BENNET (1961) trouvent que l'allèle semi-létal t^1 provenant de souris mâles Tt^1 féconde davantage d'ovules que l'allèle létal T. La proportion varie de 70 à 99 p. 100 bien au-dessus de la proportion normale de 50 p. 100. D'autres allèles *t* ont, par contre, un taux de transmission par les mâles toujours inférieur à 50 p. 100. D'autres allèles *t* encore, peuvent avoir soit un taux normal de transmission soit un taux variant dans un sens ou dans l'autre selon les croisements. Les principales études sur ce sujet sont celles de CHESLEY et DUNN (1937), LYON et PHILIPS (1959), BATEMAN (1960), BENNET et DUNN (1964).

Chez le Porc, KACZMAREK (1962) étudiant l'hérédité des antigènes des érythrocytes trouve qu'elle n'obéit pas toujours aux lois de Mendel. Chez la Poule, MÉRAT (1961 à 1970) observe des proportions anormales pour un certain nombre de caractères qui peuvent être tantôt en excédent tantôt en déficit. Cette variation des proportions de la disjonction peut avoir des causes multiples mais elle est assez caractéristique de la sélection gamétique et s'explique par le fait que le caractère étudié est simplement un marqueur du véritable gène agissant sur le gamète. Un crossing over peut changer un déficit en excédent. L'action du gène « gamétique » est aussi sous la dépendance du milieu génotypique augmentant ou diminuant son effet.

Il y a bien longtemps que des disjonctions anormales ont été observées chez le Lin. TINE TAMMES essaya d'en donner une explication dès 1914 dans le recueil des *Travaux Botaniques néerlandais* n° 11 à propos du gène récessif p^b qui supprime toute manifestation des pigments anthocyaniques dans la plante. Ce gène a en même temps une action affaiblissante qui se traduit notamment par une germination moins vigoureuse des graines et une moins bonne fertilité des capsules. TINE TAMMES supposa que les graines qui avortent dans les capsules, ou qui n'arrivent pas à sortir de terre lors de la germination, ou qui donnent des plantes chétives incapables de fleurir sont surtout de génotype p^bp^b ce qui expliquerait leur déficit au moment de la floraison.

En 1939, KAPPERT reprend l'étude de ce gène p^b où *p* désigne la pigmentation générale et *b* le premier symbole donné par TAMMES. L'examen des disjonctions est possible sur les plantules issues de germination, car les plantules P^b (homozygotes ou hétérozygotes pour l'allèle dominant P^b) ont un axe hypocotylé coloré en brun violet alors que les plantules p^b (homozygotes pour l'allèle récessif P^b) présentent un axe hypocotylé d'un vert pur. On peut faire ainsi un compte exact des graines, assez rares, qui ne germent pas. Si on admet que l'abaissement de fertilité des capsules F_1 par rapport au parent dominant P^b (maximum de 10 graines par capsule) est dû à l'avortement des embryons p^bp^b, on obtient un déficit trop faible ; le déficit réel en phénotypes p^b est plus fort que l'estimation basée uniquement sur cet abaissement de fertilité et le défaut de germination. Les croisements récurrents effectués par KAPPERT (1935) donnent une descendance normale 1 : 1 dans le sens parent femelle $p^bp^b \times$ mâle F_1 P^bp^b. Il y a au contraire un déficit marqué de récessifs (40 p. 100 au lieu de 50 p. 100) lorsque le croisement récurrent est dans le sens femelle F_1 $P^bp^b \times$ parent mâle p^bp^b. Les études sur la formation du sac embryonnaire entreprises par KAPPERT indiquent que plusieurs mégasporocytes entrent en méiose

dans le même ovule et qu'une sélection mégasporique pour la formation du sac embryonnaire devient possible. De deux mégaspores P^b et p^b également bien situées dans le nucelle, ce sera de préférence une mégaspore P^b qui se développera en sac embryonnaire. L'étude de la mégasporogenèse a été reprise et approfondie par GEVAUDAN (1959) ce qui a permis de confirmer les premières recherches de KAPPERT. Ces recherches sont particulièrement intéressantes à cause du caractère semi-létal du gène p^b. En effet, ce gène en même temps qu'il désavantage le sporophyte, c'est-à-dire la plante, défavorise aussi le gamétophyte femelle, c'est-à-dire le sac embryonnaire en voie de formation. Il est à noter cependant qu'il n'a pas d'action sur le gamétophyte mâle, c'est-à-dire le tube pollinique.

Nous avons étudié sept autres gènes de la coloration des fleurs. Deux seulement ont présenté des disjonctions normales : quatre gènes ont fait preuve d'un déficit plus ou moins fort des récessifs en F_2, un autre présente au contraire un excédent des récessifs. A la différence avec p^b, les croisements récurrents ne s'écartent des proportions 1 : 1 que lorsque la F_1 est utilisée comme parent mâle. La disproportion est donc due aux gamètes mâles. Des expériences de fécondation avec des mélanges de pollen indiquent que cette disproportion se produit après le dépôt du pollen sur les stigmates (PLONKA *et al.*, 1968). Il s'agit bien d'une compétition entre tubes polliniques dans les styles.

Dans une publication antérieure (PLONKA, 1968) nous avons déjà esquissé sommairement les principaux résultats de nos recherches. Nous exposerons et discuterons ici les expériences qui n'ont pas encore été publiées. En même temps, certains des faits déjà mentionnés seront approfondis. Les cinq gènes à disjonction anormale qui font l'objet de notre étude ne sont pas, comme le gène p^b, directement cause de la déviation des proportions mais jouent simplement le rôle de marqueurs. Ils sont liés à des gènes agissant sur le gamétophyte mâle notamment sur la vitesse de croissance des tubes polliniques. Le marqueur n^c en même temps qu'il est lié à deux gènes gamétophytiques mâles est aussi lié à un gène agissant sur les mégaspores à la manière du gène p^b qui a été étudié par KAPPERT (1935).

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODE

Biologie florale

Comme le montre l'inflorescence de la figure 1, les fleurs de lin sont visitées par les abeilles. Dans les conditions de la pépinière sur laquelle nous travaillons, toutes les fleurs pratiquement, sont visitées dans la matinée. Par temps chaud et ensoleillé, les pétales commencent à tomber à 10 heures. Cela n'empêche pas le Lin cultivé d'être une plante autogame avec seulement 2 à 3 p. 100 de fécondation croisée en moyenne. Un comptage fait sur des lignées récessives pour un ou plusieurs gènes a donné 238 plantes dominantes sur un total de 8 931 plantes examinées soit le taux de 2,66 p. 100 d'hybrides naturels. Ceci s'explique par le fait que les abeilles n'entrent en activité qu'une heure ou deux après l'épanouissement de la fleur qui a lieu peu de temps après le lever du jour. Les anthères qui sont en contact avec les styles, comme cela est visible sur la figure 2, deviennent déhiscentes

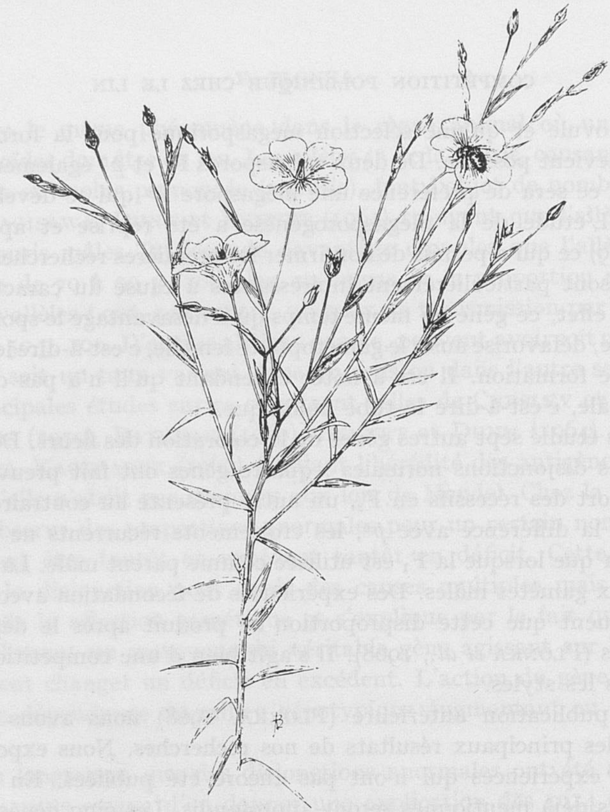


FIG. 1. — *Fleurs et inflorescence du Lin*

La plante est autogame mais reçoit quand même la visite de nombreux insectes attirés par le nectar sécrété à la base des filets d'étamines ; le pollen est de type entomophile.

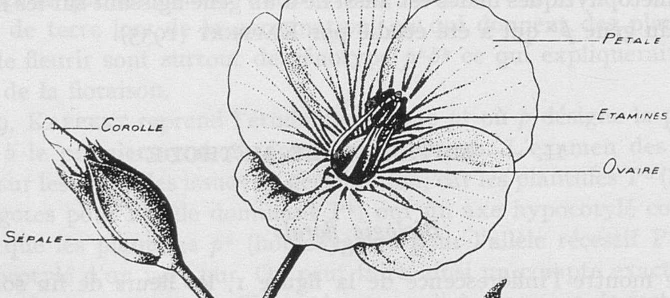


FIG. 2.

La fleur de Lin est tétracyclique, pentamère et homostyle. La corolle est enroulée en bouton en préfloraison tordue ; elle apparaît ainsi, dépassant le calice, la veille de l'épanouissement qui a lieu uniquement le matin de bonne heure. Les étamines subissent généralement une légère torsion autour des styles ce qui assure le dépôt du pollen sur les stigmates sans qu'un insecte ait besoin d'intervenir.

presque en même temps que la fleur s'ouvre. Le pollen met peu de temps à germer, les tubes polliniques atteignant les ovules 20 à 30 minutes après la pollinisation. La figure 3 montre les tubes polliniques dans les styles qui ont été fixés 20 minutes après le dépôt du pollen sur les stigmates.

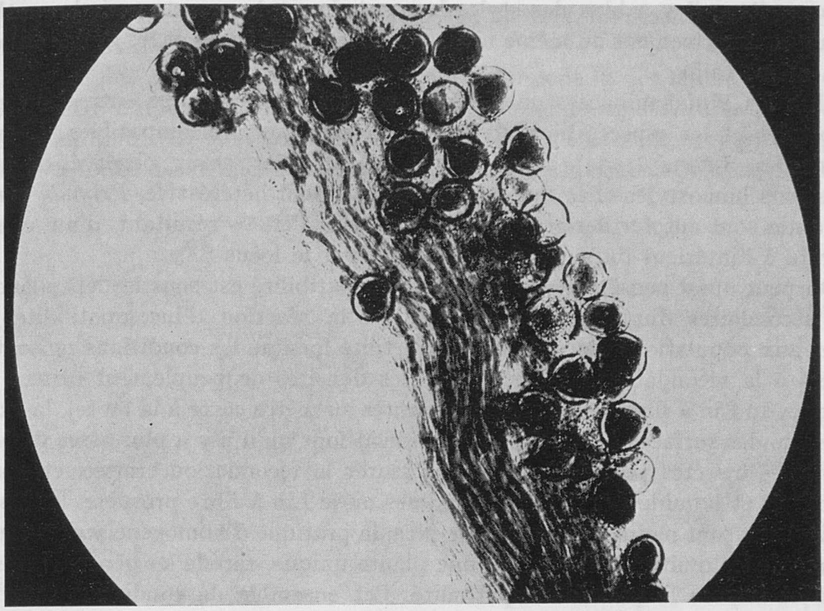


FIG. 3.
Les grains de pollen déposés sur les stigmates mettent 10 mn pour germer. Dix minutes plus tard, les tubes polliniques ont l'aspect ci-dessus. Le diamètre d'un grain de pollen est environ de 50 microns.

Les abeilles sont attirées par le nectar et le pollen. Les gouttes de nectar se forment à la base et au dos des filets d'étamine ainsi qu'entre les filets où subsistent les staminodes. Le pollen reste aggloméré par paquets et n'est pas transporté par le vent. La fleur est donc organisée pour être pollinisée par les insectes. D'après GRILLOT et CLAVIER (1951), les lins à graines cultivés au Maroc présentent un pourcentage de fécondation croisée plus important que les 2 à 3 p. 100 observés dans la Région parisienne. Il est à présumer que la plante était sans doute allogame à l'origine.

Pour confirmer cette hypothèse, on peut tenter l'analyse des modes de reproduction des formes spontanées de Lin. La forme sauvage, *Linum angustifolium* HUDS., avec laquelle se croise facilement le Lin cultivé, est, comme lui, homostyle mais on connaît mal son mode de fécondation dans la nature. Dans les pépinières de collection elle se comporte comme le Lin cultivé autogame avec, probablement, une proportion plus grande de fécondation croisée. Les autres espèces du genre *Linum*, stériles dans les croisements avec le Lin cultivé, sont soit homostyles soit distyles. Sur les 35 espèces européennes figurant dans la *Flora Europaea*, 16 sont indiquées hétérostyles, 9 homostyles, et pour les 10 autres il n'y a pas d'indication.

Le système d'incompatibilité hétéromorphique est généralement du type sporophytique ; il est gouverné par deux allèles : les fleurs longistylées sont *ss* et les fleurs

brévistylées, Ss. Les grains de pollen S et *s* des fleurs brévistylées se comportent comme s'ils étaient tous S d'où le déterminisme sporophytique de l'incompatibilité (la spécificité est déterminée avant la méiose dans les microsporocytes).

Chez *Linum grandiflorum* DESF., espèce nord-africaine, dont le croisement avec le Lin cultivé donne des embryons qui meurent à un stade précoce, l'hétérostylie est incomplète ; il y a bien des styles longs et des styles courts mais les anthères sont approximativement au même niveau dans les deux types et les grains de pollen ont la même taille.

Chez les Plumbaginacées on observe tous les intermédiaires entre les espèces hétérostyles et les espèces homostyles toutes étant auto-incompatibles. Chez les Primulacées, LEWIS (1954) cite CROSBY (1949) pour avoir observé de larges populations homostyles chez une espèce normalement hétérostyle, *Primula acaulis*. Ces plantes sont autofertiles grâce à un « pseudo-allèle » résultant d'un crossing over rare à l'intérieur du supergène constitué par le locus S.

On peut aussi penser que le locus d'incompatibilité est sous la dépendance de gènes secondaires diminuant ou augmentant la réaction d'incompatibilité. Ceci permet aux populations d'acquérir l'autofertilité lorsque les conditions ne sont pas propices à la fécondation croisée. Les fortes densités de peuplement usitées dans la culture du Lin à fibre (environ 1 800 plantes au mètre carré à la levée), la culture sur de grandes surfaces (10 hectares et au-delà) font qu'il n'y a plus assez d'abeilles ou d'autres insectes pollinisateurs pour assurer la fécondation croisée, et, sous le climat frais et humide des régions maritimes où le Lin à fibre prospère, les insectes pollinisateurs sont moins nombreux. De plus, la pratique d'homogénéiser les variétés et même de les multiplier à partir d'une plante unique, raréfie les gènes d'incompatibilité et impose la pseudo-compatibilité. Cet ensemble de conditions favorisant l'autogamie a permis l'installation de systèmes atténuant l'incompatibilité.

Technique des croisements

Les croisements sont effectués de préférence l'après-midi avec des fleurs pollinisatrices coupées le matin et conservées à l'obscurité (normalement elles se fanent à midi sur les plantes). La corolle en bouton, telle qu'on la voit sur la figure 2 est enlevée en l'arrachant avec la pointe d'un crayon. Les cinq anthères sont arrachées de même et les stigmates sont aussitôt frottés avec les étamines en place de la fleur pollinisatrice. La fleur étant protogyne, le pollen germe aussitôt (le tube pollinique apparaît en l'espace de 10 mn). Le style de la figure 3 où l'on distingue les tubes polliniques est celui d'une fleur pollinisée la veille de son éclosion. L'isolement sous sachet est superflu et des marqueurs appropriés permettent de se rendre compte sur la descendance s'il y a eu apport de pollen étranger.

Le taux moyen de 3 p. 100 de fécondation croisée a une influence minime sur les proportions d'une disjonction. Pour qu'une disjonction monofactorielle de 300 plantes s'écarte significativement des proportions 3 : 1, il faudrait un taux d'allogamie de 20 p. 100. L'autofécondation par isolement sous sachet des plantes hétérozygotes a été parfois pratiquée. Il est préférable d'utiliser des marqueurs pour contrôler l'autofécondation. En effet, l'homozygotie des parents du croisement pour un même allèle récessif constitue une excellente protection contre les hybridations naturelles. Celles-ci sont repérées dans la F_2 et mises à part sans que la disjonction en soit affectée. Cette sorte de crible est presque aussi efficace qu'un isolement sous sachet sans en avoir les inconvénients comme le mauvais développement de l'inflorescence et des capsules réduisant le nombre de graines ou la perte de temps due à la pose des sachets.

Les gènes étudiés

L'hérédité de huit paires d'allèles de la coloration des fleurs a été étudiée : $P^{b}p^{b}$, $A^{d}a^{d}$, $L^{m}l^{m}$, $N^{f}n^{f}$, $F^{dl}f^{dl}$, $F^{an}f^{an}$, $F^{e}f^{e}$, $N^{c}n^{c}$. La figure 4 indique le niveau de la plante où le gène agit. Il ne s'agit nullement de niveaux dans la chaîne des réactions conduisant des précurseurs aux divers pigments de coloration mais du mode d'action du gène tel qu'il a pu être déduit de l'observation de la plante et des disjonctions des croisements.

Il existe des organes homologues dans la fleur sous la dépendance d'un même gène. Le filet d'une étamine par exemple correspond aux nervures des pétales, l'anthère au limbe. Le gène a^{d} (récessif) supprime (à l'état homozygote) le pigment bleu dans le limbe des pétales et les anthères mais laisse la couleur bleue se développer

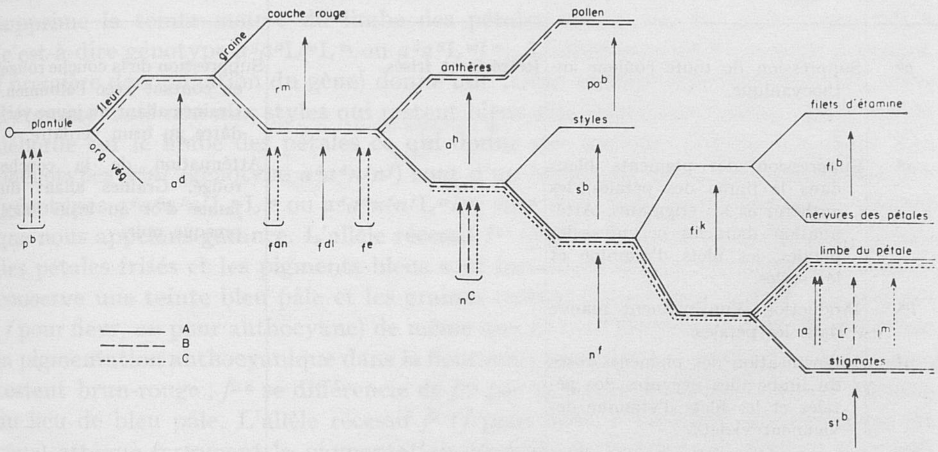


FIG. 4.

Niveau d'action des gènes de suppression, de dilution ou de modification des pigments anthocyaniques. A : précurseur des pigments anthocyaniques des organes végétatifs, des pigments bleus de la fleur et de la couche rouge des téguments de la graine. B : précurseur des pigments roses du limbe des pétales et des stigmates. C : précurseur des pigments mauves du limbe des pétales.

dans les nervures des pétales et les filets d'étamine. Cette homologie peut être poussée jusque dans les styles car le même gène a^{d} supprime aussi la pigmentation bleue violette des stigmates qui se colorent alors comme le limbe des pétales en rose pendant que les colonnes stylaires restent bleues comme les nervures des pétales. Le gène n^{c}, par contre, est dominant pour la suppression de toute coloration dans les nervures des pétales, les filets d'étamine et la colonne stylaire. L'analyse chimique des couleurs des fleurs de Lin n'a pas été faite mais tout se passe génétiquement comme s'il y avait trois pigments : le bleu indiqué sur la figure 4 par le trait plein (lettre A), le rose indiqué par les tirets (lettre B) et le mauve indiqué par les pointillés (lettre C). La couche monocellulaire interne colorée en rouge des téguments de la graine ne se développe pas lorsque les pigments anthocyaniques sont supprimés. Le gène a^{d} qui agit aussi sur les pigments bleus atrophie en même temps cette couche rouge (celle-ci est complètement supprimée par le gène p^{b}). La teinte violette semble due au mélange du rose et du bleu et la teinte garance au mélange du rose et du mauve. La figure 4 indique aussi le mode d'action d'autres gènes que ceux qui seront étudiés ici.

Le tableau 1 donne une vue d'ensemble du mode d'action succinct des huit gènes de coloration étudiés. Le gène récessif p^b provient des variétés *CI 687, Ottawa 829 C* et *Stende 10* ; le gène a^d, des variétés *Bolley golden, Rose de Gembloux, Stende 6* et *Stende 9* ; le gène dominant L^m ne provient que de la variété *Safi V2* ; le gène n^f des variétés *Karnobat 1600, Liral Duke* et *Norfolk Earl* ; le gène f^{dl} de *Chubut 10* et *Indian type 12·* ; le gène f^{an} de *Rabat 2* ; le gène f^e de *Stormont Motley* ; le gène n^c de *Concurrent, Fibra, Formosa, Hohenheimer weiss, R 88, Reina* et *Wiera.*

TABLEAU I

Mode d'action des gènes de coloration des fleurs

Gènes	Couleur des fleurs	Forme des pétales	Couleur des graines
p^b	Suppression de toute couleur anthocyanique.	Rétrécis et frisés	Suppression de la couche rouge en contact avec l'albumen. Graines allant du jaune verdâtre au brun verdâtre.
a^d	Suppression des pigments bleus dans le limbe des pétales, les anthères et les stigmates. Atténuation dans les nervures des pétales, les filets d'étamine et les styles.		Atténuation de la couche rouge. Graines allant du jaune d'or au brun foncé presque noir.
l^m	Production d'un pigment mauve dans les pétales.		
n^f	Intensification des pigments roses du limbe ; les nervures des pétales et les filets d'étamine deviennent violets.		
f^{dl}	Forte dilution des pigments de la fleur, surtout dans le bleu. Fleurs presque blanches à l'épanouissement et anthères jaune grisâtre.	Rétrécis et frisés mais moins qu'avec p^b	
f^{an}	Suppression des pigments anthocyaniques de la fleur ; anthères jaunes.	Rétrécis et frisés.	
f^e	Dilution des pigments de la fleur. Les fleurs sont bleues très pâle à l'épanouissement et les anthères sont grises.		
n^c	Suppression de la pigmentation des pétales et des organes homologues des nervures (filets d'étamine, styles). Récessif, pour le limbe mais dominant pour les nervures, les filets d'étamine et les styles.		

Les variétés à fleurs bleues portant donc les gènes dominants de coloration, utilisées dans les croisements, ont été *Abyssinian Yellow, Blenda, Buda, Dotnuvos ilgunelaia, Hiver Yougoslavie, Hiver Turquie, Hollandia, Ile-de-France, Katzenellenbogen, Malabrigo, Oetztaler, Pervenche, Priekuli 665, Stende 8, Valuta.* Le Lin sauvage, *Linum angustifolium,* à fleurs bleues a été utilisé pour étudier la disjonction a^d avec le

croisement *Kostroma rose* × *L. angustifolium* (109 descendances, proportion de phénotypes a^d 0,266 1) et la disjonction n^f avec le croisement *Liral Duke* × *L. angustifolium* (98 descendances, 0, 295 9 n^f $\chi_1^2 = 1{,}09$).

L'allèle récessif p^b (p pour pigmentation, b première dénomination du gène) tout en supprimant la coloration anthocyanique dans la plante entière déforme les pétales en les rétrécissant et en leur donnant un aspect frisé ; la fleur est blanche, les anthères sont jaunes et les graines jaune verdâtre au lieu de brun-rouge. L'allèle récessif a^d (a pour anthère, d première dénomination du gène) supprime les pigments bleus dans le limbe de la corolle, les anthères et le pollen ; les graines perdent leur couleur brun-rouge pour prendre des teintes allant du jaune au brun grisâtre plus ou moins bigarré ; les nervures des pétales, les filets d'étamine et les styles restent bleus mais d'un bleu moins intense. L'allèle récessif l^m (l pour limbe, m pour mauve) supprime la teinte mauve du limbe des pétales visible sur les phénotypes a^dL^m (c'est-à-dire génotype $a^da^dL^mL^m$ ou $a^da^dL^ml^m$). L'allèle récessif n^f (n pour nervures, f première dénomination du gène) donne une teinte violette aux nervures, aux filets d'étamine mais non aux styles qui restent bleus s'ils doivent se colorer ; cette teinte déborde sur le limbe des pétales ce qui donne une couleur violette à la fleur. Les phénotypes a^dn^f (génotype $a^da^dn^fn^f$) sont d'un beau rose et les phénotypes $a^dn^fL^m$ (génotypes $a^da^dn^fn^fL^mL^m$ ou $a^da^dn^fn^fL^ml^m$) sont d'un rose foncé légèrement violacé que nous appelons garance. L'allèle récessif f^{dl} (f pour fleur, dl pour dilution) donne des pétales frisés et les pigments bleus sont fortement dilués ; la corolle en bouton conserve une teinte bleu pâle et les graines restent brun-rouge. L'allèle récessif f^{an} (f pour fleur, an pour anthocyane) de même que p^b rend les pétales frisés et supprime la pigmentation anthocyanique dans la fleur mais son action se limite là et les graines restent brun-rouge ; f^{an} se différencie de f^{dl} par la corolle en bouton qui est blanche au lieu de bleu pâle. L'allèle récessif f^e (f pour fleur, e première dénomination du gène) atténue fortement la pigmentation générale de la fleur qui devient bleu très pâle à l'éclosion et presque blanc au bout d'un certain temps d'exposition au soleil ; les anthères deviennent grises et les pétales restent de forme normale. Enfin l'allèle à dominance d'un type spécial n^C (n pour nervure, C première dénomination, la majuscule indiquant le caractère particulier de dominance) supprime à l'état homozygote toute pigmentation dans les styles, les filets d'étamine, les nervures et le limbe des pétales ; la fleur est blanche à anthères bleues. A l'état hétérozygote N^Cn^C la suppression de la pigmentation est maintenue dans les styles, les filets d'étamine et les nervures des pétales mais le limbe se colore en bleu pâle au lieu de bleu foncé comme pour les génotypes N^CN^C. C'est un marqueur particulièrement intéressant car les hétérozygotes sont reconnaissables dans les disjonctions. Une description plus complète sur le mode d'action de ces gènes ainsi que des planches en couleur sont données dans les *Variétés de Lin et leurs principales Maladies* par Plonka et Anselme (1956).

La série des quatre gènes f^e, f^{dl}, f^{an}, p^b se caractérise par une action similaire sur la pigmentation bleue mais la dilution devient de plus en plus intense dans l'ordre indiqué pour aboutir à la suppression avec p^b. Ces quatre gènes ne font pas partie d'une série d'allélomorphes multiples et sont indépendants sauf pour f^{dl} et f^{an} qui sont liés avec un taux de 33 p. 100 environ de recombinaisons. Une liaison bien plus étroite existe entre les locus des gènes n^C et f^e qui ne se recombinent qu'à un taux de 1 à 2 p. 100 seulement.

Analyse théorique des disjonctions

Lorsque la F_2 d'un croisement s'écarte des proportions mendéliennes et, qu'à partir de la F_3, certaines descendances présentent des inversions pour ces écarts (renversements des déviations), on peut supposer que le gène de coloration est lié à un gène gamétophytique et que les inversions de déviation sont à attribuer à des crossing over. Le gène n^C. qui se reconnaît facilement à l'état hétérozygote N^Cn^C, a été largement utilisé dans nos croisements. Si, dans les disjonctions déviées, la proportion des hétérozygotes reste égale à 1/2 c'est que la sélection ne se produit que pour la gamétophyte d'un seul sexe (tube pollinique ou sac embryonnaire). Les croisements récurrents indiquent alors de quel sexe il s'agit. Si, par exemple, la déviation ne se produit que lorsque la F_1 est utilisée comme parent mâle, ce sont les gamètes mâles qui sont en cause. Pour une élimination totale des gamètes d'un sexe, les proportions de la F_2 deviennent celles d'un croisement récurrent normal.

Dans le cas d'un excédent des hétérozygotes, le marqueur est favorisé dans les gamètes d'un sexe et défavorisé dans les gamètes de l'autre. La figure 7 donne les proportions des trois phénotypes de la disjonction en fonction de l'intensité de la sélection celle-ci étant supposée la même dans les deux sexes. Dans le cas d'un déficit des hétérozygotes, le marqueur est défavorisé dans les deux sexes à la fois. La figure 6 donne la proportion des phénotypes en fonction de l'intensité de la sélection.

1. *Calcul de la distance entre le marqueur et le gène gamétophytique.*

Les descendances en F_1 d'une disjonction déviée se répartissent, par suite de crossing over en trois classes : *a*) descendances à disjonction normale ; *b*) descendances à disjonction déviée comme celle de la F_2 ; *c*) descendances à déviation inversée. Dans le cas d'une sélection gamétophytique pour un seul sexe, la fréquence des trois classes ne dépend pas de l'amplitude de la déviation mais uniquement du taux de recombinaisons entre le marqueur et le gène gamétophytique. Appelons *gmx* le gène qui défavorise le gamétophyte, son allèle étant G*mx*. Dans le tableau 4 ont été indiquées les proportions des divers génotypes d'une disjonction *gmx*-n^C/G*mx*-N^C en fonction de la proportion p des gamètes mâles G*mx* achevant la fécondation et de la proportion de recombinaisons r entre le locus de *gmx* et celui de n^C. La proportion des gamètes femelles G*mx* qui sont fécondés est désignée par p'. Trois classes sont à distinguer parmi les hétérozygotes N^Cn^C de la F_2 :

— la classe *a*, à disjonctions normales, représentée par les génotypes G*mx*-N^C/G*mx*-n^C et *gmx*-N^C/*gmx*-n^C et dont la fréquence est $2r(1-r)[pp'+(1-p)(1-p')]$;

— la classe *b*, où les génotypes n^Cn^C sont en déficit, représentée par la même combinaison que la F_1, c'est-à-dire G*mx*-N^C/*gmx*-n^C et dont la fréquence est $(1-r)^2[p(1-p')+p'(1-p)]$;

— la classe *c*, où les génotypes n^Cn^C sont en excédent, représentée par les plantes issues de gamètes recombinants c'est-à-dire à génotype G*mx*-n^C/*gmx*-N^C et dont la fréquence est $r^2[p(1-p')+p'(1-p)]$.

Dans le cas où seule la compétition pollinique existe, c'est-à-dire lorsque $p'=0{,}5$, les fréquences des trois classes *a*, *b* et *c* deviennent : $r(1-r)$, $(1-r)^2/2$ et $r^2/2$. Elles sont alors indépendantes de p ce qui veut dire que l'intensité de la compétition

pollinique n'influe plus sur leurs proportions. Comme les hétérozygotes constituent la moitié de la F_2, les proportions des trois classes parmi les hétérozygotes sont $2r(1-r)$, $(1-r)^2$ et r^2. On peut ainsi calculer le taux de recombinaisons r d'après la répartition des descendances en F_3 entre les trois classes *a*, *b et c*. La méthode du maximum de vraisemblance donne : $r = (a + 2c)/2(a + b + c)$.

Mais la difficulté est de savoir quelles sont les disjonctions qui peuvent être considérées comme normales. TABATA (1961) a essayé de résoudre le problème sur l'Orge où un gène gamétophytique est lié au locus *waxy*. Il fait un choix arbitraire pour la limite des classes mais nous pensons que ce choix peut se faire à l'aide de la méthode du χ^2 minimum : ce sont les limites donnant un pourcentage de recombinaisons tel que les fréquences théoriques calculées avec ce pourcentage se rapprochent le plus des fréquences ainsi délimitées. Les trois classes offrent deux degrés de liberté ; un degré de liberté est utilisé pour calculer, avec la formule appropriée, le pourcentage de recombinaisons, le degré de liberté qui reste permet la comparaison des fréquences théoriques avec les fréquences délimitées arbitrairement. C'est le χ^2 de comparaison le plus faible qui donne la meilleure estimation de r et, par conséquent, la meilleure limite de classe.

Le calcul de TABATA porte sur 89 descendances de plantes F_2 et il estime que les proportions de récessifs variant de 21 à 29 p. 100 indiquent des disjonctions ayant des chances d'être normales. Les sources d'erreur sont inévitables : la précision d'une proportion dépend de l'effectif de la descendance, la déviation doit être suffisamment grande pour tomber au-delà des limites fixées.

2. *Estimation de l'intensité de la sélection gamétophytique* p.

Une liaison entre deux marqueurs et un gène défavorisant le gamétophyte doit donner un déficit pour les deux marqueurs lorsqu'ils sont sur le même chromosome. Si, par crossing-over, un des marqueurs passe sur le chromosome homologue, l'autre restant sur le même chromosome que le gène gamétophytique, les marqueurs sont déviés en sens opposé : l'un se trouve en déficit dans la disjonction, l'autre en excédent. Une telle disjonction permet d'estimer la proportion r de recombinaisons entre les deux marqueurs et la proportion p de grains de pollen fécondants pour l'un des marqueurs. L'équation donnée par la méthode du maximum de vraisemblance comporte les deux inconnues p et r mais on peut, pour un premier calcul, prendre une valeur approchée de p en groupant les deux classes de la disjonction pour l'un des marqueurs. Ayant ainsi obtenu une première estimation de r on reprend l'équation du maximum de vraisemblance pour calculer p avec plus de précision. Trois ou quatre opérations par approches successives suffisent pour avoir l'estimation avec assez de précision de p et de r. Une disjonction théorique peut être établie avec ces deux estimées et comparée à la disjonction observée. Le degré de liberté qui reste dans cette disjonction à quatre classes donne le χ^2 de l'écart observé pour l'autre marqueur.

3. *Variations dans l'importance de la déviation des proportions.*

L'intensité de la sélection gamétophytique p varie, pour un même gène, d'un croisement à l'autre. Manifestement, elle est sous la dépendance de gènes secondaires ou peut-être même de tout le contexte génétique c'est-à-dire du milieu génotypique.

Par analogie avec les systèmes d'incompatibilité où le pistil défavorise ou empêche les fécondations augmentant la consanguinité on est tenté de penser que les gènes gamétophytiques défavorisent d'autant plus les tubes polliniques qu'ils apportent un génome s'harmonisant moins avec celui de l'oosphère. Ce seraient les combinaisons génétiques les meilleures, celles qui assurent le meilleur équilibre entre gènes qui seraient favorisées. Il arrive parfois de ce fait qu'une F_2 présente une disjonction normale pour le marqueur et que des déviations n'apparaissent qu'à partir de la F_3. Par suite de la ségrégation, le milieu génotypique a varié. Il est possible de sélectionner au cours des générations des lignées qui présentent des déviations de plus en plus fortes pour le marqueur maintenu à l'état hétérozygote. Inversement, le gène gamétophytique peut avoir une action très faible ou nulle dans certaines descendances. Ceci augmente l'imprécision du calcul de la distance entre le marqueur et le gène gamétophytique, un génotype, par exemple $gmx\text{-}n^C/Gmx\text{-}N^C$ de la classe *b*, pouvant être confondu avec, par exemple, un génotype $gmx\text{-}n^C/gmx\text{-}N^C$ de la classe *a*.

III. — LES RÉSULTATS

Les études faites sur la transmission de l'allèle p^b ont confirmé les recherches de KAPPERT (1935). Nous nous étendrons peu sur les résultats que nous avons obtenus mais il convient de signaler dès l'abord que ce gène ne donne pas lieu à des inversions de déviation dans les générations au delà de la F_2 comme cela se produit pour les autres gènes qui, de ce fait, sont à considérer comme marqueurs des gènes réellement responsables des modifications des proportions mendéliennes.

A. — *Disjonctions en F_2 et dans les générations suivantes*

1. *Les disjonctions normales des gènes* a^d *et* l^m.

La transmission de a^d a été examinée dans 37 croisements ; au total, 12 444 plantes ont été comptées et la proportion globale des phénotypes a^d a été de 0,2444 ; l'homogénéité des croisements est très bonne puisque le χ^2_{36} d'interaction correspond à une probabilité voisine de 0,95. La disjonction du gène l^m visible uniquement sur les phénotypes a^d a été étudiée dans 10 croisements ; sur un total de 1 312 plantes examinées, la proportion des phénotypes $a^d l^m$ (fleurs roses) a été de 0,2485, très voisine de la proportion théorique 0,25 ; le χ^2_9 d'homogénéité correspond à la probabilité de 0,60. Les disjonctions de ces deux gènes peuvent donc être considérées comme étant normales ce qui conduit à penser qu'aucun gène gamétophytique n'est lié à a^d ou l^m.

2. *Les disjonctions déviées du gène* n^f.

L'ensemble des 19 croisements (avec des variétés différentes) en disjonction pour l'allèle n^f donne une proportion de récessifs de 0,2369 pour un total de 7 941 plantes. Étant donné le nombre élevé de plantes examinées, ce léger déficit est hautement significatif. Le χ^2_{18} d'homogénéité des 19 croisements est voisin du seuil de signification : il est possible que certains des croisements donnent une disjonction normale alors que d'autres auraient des proportions déviées. Ces anomalies sont

confirmées par les descendances en F_3 et F_4. Parmi les 10 lignées en F_3 provenant chacune de la descendance d'une plante unique F_2 l'une a donné une proportion de 9 p. 100 de récessifs (au lieu de 25 p. 100) sur un total de 88 plantes, une autre 39 p. 100 pour un effectif de 74 plantes. La probabilité pour que cette dernière disjonction soit quand même du type 3 : 1 est voisine de 0,01. Il s'agit là en toute vraisemblance, de renversements de déviation, le χ^2_9 d'homogénéité ayant une probabilité inférieure à 0,001. Comme nous l'avons pu vérifier plus loin à propos du cas très similaires de n^c le gène gamétophytique lié à n^f, responsable de son déficit, passe par crossing over sur le chromosome homologue N^f ; c'est alors N^f qui se trouve en déficit dans la disjonction.

Huit plantes F_2 d'un autre croisement en disjonction n^f ont été isolées sous sachet afin de prévenir toute hybridation naturelle. Deux descendances de plantes ainsi isolées ont présenté un déficit hautement significatif de récessifs, l'une avec une proportion de 10 p. 100 sur un total de 52 plantes, l'autre avec une proportion de 11 p. 100 sur un total de 63 plantes. On peut donc supposer qu'il y a une liaison entre le gène de coloration des fleurs n^f et un gène agissant sur la vitesse de croissance des tubes polliniques.

3. *Comportement des marqueurs liés* f^{al} *et* f^{an}.

La transmission héréditaire de l'allèle f^{al} a été étudiée sur huit croisements. Quatre croisements ont eu une disjonction normale, quatre autres au contraire ont présenté une déviation hautement significative, pas par déficit cette fois mais par un excédent des récessifs. La variété *Chubut* qui est $f^{al}f^{al}$ croisée avec la variété *Garance* qui est $F^{al}F^{al}$ a donné dans sa disjonction une proportion de récessifs de 0,3279 sur un total de 247 plantes (écart hautement significatif). Le gène gamétophytique qui ralentit la croissance des tubes polliniques provient donc de la variété *Garance* où il est lié au marqueur F^{al}. La plupart des croisements ont été faits dans les deux sens. La déviation reste la même, que le parent récessif soit pris comme mâle ou comme femelle, ce qui est un indice que le cytoplasme a peu ou pas d'effet sur la compétition pollinique.

Le comportement du gène f^{an} a été étudié dans le croisement *Chubut* $f^{al}f^{al}F^{an}F^{an}$ $\times$ *Rabat* $F^{al}F^{al}f^{an}f^{an}$ où f^{al} et f^{an} sont dans la phase de répulsion. L'analyse de la F_2 de ce croisement a été faite dans une publication antérieure (PLONKA, 1968). Le gène ralentissant la croissance du tube pollinique provient de « *Rabat* » et est donc lié à F^{al} et f^{an}. Il a été provisoirement nommé *x* mais il convient de l'appeler *gmz* (*gm* pour gamétophyte mâle) réservant le symbole *gmx* au gène gamétophytique lié à n^c situé sur un autre chromosome. (Le marqueur n^c est aussi lié à un gène gamétophytique femelle qu'il convient de désigner par le symbole *gfx*. Ils avaient provisoirement été appelés x_1 et x_2 dans la publication de 1968).

La disjonction des deux gènes liés f^{al} et f^{an} correspond à celle donnée par l'hypothèse formulée : à un excédent des récessifs f^{al} correspond un déficit des récessifs f^{an} mais l'écart à partir de la proportion 0,25 est moins fort pour ce dernier à savoir 0,0381 pour f^{an} et 0,0707 pour f^{al} (correspondant aux proportions 0,2119 et 0,3207). Pour expliquer ce manque de symétrie, il suffit de placer *gmz* plus près du locus f^{al} que du locus f^{an}.

Les quatre phénotypes de la F_2 totalisant 1 350 plantes permettent d'estimer

par la méthode du maximum de vraisemblance la proportion de recombinaisons entre les deux locus f^{al} et f^{an} ainsi que la proportion des gamètes mâles f^{al} arrivant à fécondation. La première, r, a été estimée à 0,326 et p à 0,648. Ces deux estimations ont permis de calculer une disjonction théorique dont le χ^2_1 de comparaison avec la disjonction observée s'élève à 1,62 ce qui témoigne que les hypothèses formulées sont acceptables.

A la F_3 de ce croisement on constate des renversements de déviation pour les deux marqueurs. Deux plantes F_2 en particulier, de formule $F^{al}F^{al}F^{an}f^{an}$ ont donné, l'une une proportion f^{an} de 0,3441 pour un total de 93 plantes, l'autre 0,2200 pour un total de 100 plantes; le χ^2 d'hétérogénéité est significatif au seuil de 5 p. 100. Dans la première disjonction l'excédent s'explique en admettant la formule $F^{an}gmz/f^{an}Gmz$. Le parent de la seconde disjonction aurait la formule $F^{an}gmz/f^{an}gmz$. La distance entre les deux locus f^{al} et f^{an} a été estimée à 32,6 morgans. La position du gène gamétophytique mâle *gmz* doit se calculer d'après les disjonctions des descendances de plantes F_2 hétérozygotes pour un marqueur et qui se répartissent en normales, à excédent et à déficit du marqueur. Ce calcul, nous ne le ferons que pour le gène gamétophytique mâle *gmx* lié au marqueur n^c à cause du plus grand nombre de descendances étudiées en F_3.

4. *Étude des disjonctions des deux marqueurs étroitement liés* f^e *et* n^c.

Les locus de f^e et n^c sont situés à environ deux morgans l'un de l'autre. Une seule variété de la collection de Versailles (plus de 700 variétés) porte le gène récessif f^e : *Stormont Motley*. Le gène n^c provient de cinq variétés différentes : il est lié à au moins un gène gamétophytique mâle diminuant la vitesse de croissance des tubes polliniques chez quatre variétés. Chez la cinquième, qui est *Wiera* (n^cn^c), le marqueur donne des disjonctions normales. Le gène gamétophytique *gmx* est donc lié à n^c chez les variétés à fleurs blanches *Concurrent, R 88, Formosa* et *Hohenheimer weiss.* Chez une variété à fleurs bleues, *Priekuli 665, gmx,* ou plutôt un autre gène gamétophytique, est lié à N^c.

a) *Examen des disjonctions en* F_2.

D'après les croisements du tableau 2 on voit que la disjonction n^c est normale lorsque ce gène est apporté par *Wiera,* le déficit du croisement n° 5 pouvant être attribué au hasard puisque le χ^2 d'homogénéité a une probabilité comprise entre 0,1 et 0,2. Apparemment, il n'y a pas de gène gamétophytique actif sur le chromosome n^c chez *Wiera.*

Dans la deuxième partie du tableau 2, le parent n^c est une lignée issue d'un croisement d'une variété N^c avec *Wiera* ; le gène n^c provient donc de cette dernière variété. Les disjonctions sont donc aussi normales exception faite pour le croisement n° 6 où le parent N^c est la lignée a^dN^c (56-1)2 qui provient d'un croisement complexe où intervient *Priekuli 665.* Comme il ressort du croisement n° 12, cette variété porte un gène gamétophytique qui défavorise les grains de pollen. Dans la lignée a^dN^c, ce gène est lié à N^c ce qui explique l'excédent en phénotypes n^c, excédent significatif, puisque le χ^2_5 d'homogénéité correspond à une probabilité de 1 p. 1 000 environ.

La troisième partie concerne quatre croisements effectués avec *R 88* (n^c). Le

TABLEAU 2

Disjonctions de deuxième génération du mutant n^C

1° Croisements avec *Wiera* :

N°	Croisements	Génotypes	Total	N^CN^C	N^Cn^C	n^Cn^C	Prop. n^Cn^C	Prop. des hétéroz.	χ^2_1 3 : 1
1	(*CI 687* × *K Cr 13*) × *Wiera*	$N^Ca^d \times n^CA^d$	96	22	45	29	0,302 1	0,468 7	1,39
2	*Hiver Hongrie* × *Wiera*	$N^C \times n^C$	359	95	171	93	0,259 1	0,476 3	0,16
3	*CI 687* × *Wiera*	$p^bN^C \times P^bn^C$	116	25	61	30	0,258 6	0,525 9	0,05
4	*Wiera* × *Stormont Motley* et réciproque.....	$F^en^C \times f^eN^C$	1 338	325	670	343	0,256 4	0,500 7	0,29
5	*Ile de France* × *Wiera*	$N^C \times n^C$	81	25	45	11	0,135 8	0,555 5	5,63 *
	Total....................................		1 990	492	992	506	0,254 3	0,498 5	0,19

χ^2_4 d'homogénéité = 7,27 ; P 0,20 = 5,99 ; P 0,10 = 7,78.

TABLEAU 2 (*suite*)

2° Croisement avec parent à mutant n^C issu de *Wiera* (sauf n° 7) :

N°	Croisements	Génotypes	Total	N^CN^C	N^Cn^C	n^Cn^C	Prop. n^Cn^C	Prop. des hétéroz.	χ^2_1 3 : 1
6	*(56-1) 2* × *Reina* (issu de *Wiera*)	$a^dN^c \times A^dn^C$	731	166	343	222	0,303 7	0,469 2	11,24 **
7	(*CI 687* × *Wiera*) × *Fibra*	$p^bN^C \times P^bn^C$	224	53	110	61	0,272 3	0,491 1	0,60
8	(*Stormont Motley* × *Wiera*) × *Valuta* et inverse	$f^en^C \times F^eN^C$	2 927	772	1 440	715	0,244 3	0,492 0	0,51
9	(*Stormont Motley* × *Wiera*) × *Hollandia* et inverse	$f^en^C \times F^eN^C$	513	129	265	119	0,232 0	0,516 6	0,89
10	(*CI 687* × *Wiera*) × *Garance*	$p^bn^CA^{dlm}N^f \times p^bN^Ca^dL^mn^f$	753	225	363	165	0,219 1	0,482 1	3,83
11	(*Stormont Motley* × *Wiera*) × *St 10-5*	$P^bf^en^C \times p^bF^eN^C$	294	89	143	62	0,210 9	0,486 4	2,40
	Total		5 442	1 434	2 664	1 344	0,247 0	0,489 5	0,27

χ^2_5 d'homogénéité = 19,21 ** P 0,001 = 20,52.

3° Croisements avec *R 88* :

N°	Croisements	Génotypes	Total	N^CN^C	N^Cn^C	n^Cn^C	Prop. n^Cn^C	Prop. des hétéroz.	χ^2_1 3 : 1
12	*Priekuli 665* × *R 88*	$N^c \times n^c$	680	160	321	199	0,292 6	0,472 1	6,60 **
13	*Abyssinian yellow* × *R 88*	$N^Cr^m \times n^CR^m$	100	23	50	27	0,270 0	0,500 0	0,21
14	*R 88* × *Safi V2*	$n^CA^{dlm} \times N^Ca^dL^m$	122	51	50	21	0,172 1	0,409 8	3,96 *
15	*R 88* × *St 10-5* et inverse (1957)	$P^bn^C \times p^bN^C$	563	183	285	95	0,168 7	0,506 2	19,83 **
	Total		1 465	417	706	342	0,233 4	0,481 9	2,14

χ^2_3 d'homogénéité = 29,82 ** P 0,001 = 16,27.

TABLEAU 2 (*suite*)

4° rCoisements avec *Concurrent* :

N°	Croisements	Génotypes	Total	N^CN^C	N^Cn^C	n^Cn^C	Prop. n^Cn^C	Prop. des hétéroz.	χ^2_1 3 : 1
16	*C (47-2) H* × *Concurrent*	${}^{fe}N^C \times F^{e}n^C$	289	85	127	77	0,266 4	0,439 4	0,42
17	*Concurrent* × *Chubut 10* et inverse	$F^{dl}n^C \times {}^{fdl}N^C$	767	213	393	161	0,209 9	0,512 4	6,57 *
18	*Concurrent* × *Malabrigo*	$n^CR^m \times N^Cr^m$	195	62	101	32	0,164 1	0,517 9	7,67 **
	Total		1 251	360	621	270	0,215 8	0,496 4	7,79 **

χ_2^2 d'homogénéité = 7,63 * P 0,05 = 5,99 P 0,02 = 7,82.

5° Croisements avec *Formosa* :

N°	Croisements	Génotypes	Total	N^CN^C	N^Cn^C	n^Cn^C	Prop. n^Cn^C	Prop. des hétéroz.	χ^2_1 3 : 1
19	*(47-1) 32* × *Formosa*......................	$N^Ca^dL^mn^f \times n^CA^{dlm}N^f$	420	155	193	72	0,171 4	0,459 5	18,83 **
20	*Safi V2* × *Formosa*......................	$N^Ca^dL^m \times n^CA^{dlm}$	111	41	56	14	0,126 1	0,504 5	9,08 **
	Total		531	196	249	86	0,162 0	0,468 9	21,95 **

χ_1^2 d'homogénéité = 1,29 P 0,30 = 1,07 P 0,20 = 2,71

6° Croisement avec *Hohenheimer weiss* :

N°	Croisements	Génotypes	Total	N^CN^C	N^Cn^C	n^Cn^C	Prop. n^Cn^C	Prop. des hétéroz.	χ^2_1 3 : 1
21	*Liral Duke* × *Hohenheimer weiss* et inverse.	$N^Cn^f \times n^CN^f$	2 055	836	995	224	0,109 0	0,484 2	

χ_3^2 d'homogénéité y est hautement significatif. Le croisement 12 qui est *Priekuli 665* × *R 88* et qui devrait donner une disjonction normale si le croisement était *gmx*-N^c × *gmx-n^c*, donne au contraire un excédent significatif de génotypes $n^c n^c$. Ceci est en accord avec la suite des résultats qui obligent à admettre qu'il y a deux gènes gamétophytiques mâles liés au marqueur n^c et occupant des locus différents. Le gène gamétophytique provenant de *Priekuli 665* peut être appelé *gmy* ; son génotype pourrait être *gmx*-N^c-*gmy* et celui de *R 88* *gmx*-n^c-G*my*, l'allèle G*my* ne ralentissant pas les tubes polliniques.

Dans la quatrième partie du tableau 2, les trois croisements font intervenir le marqueur n^c de *Concurrent*. Le croisement n° 16 paraît normal alors que les deux autres sont déviés. On peut expliquer ceci en faisant intervenir les deux gènes gamétophytiques *gmx* et *gmy* à la fois, mais l'intervention de gènes secondaires agissant sur l'intensité d'action du gène gamétophytique n'est pas à exclure.

Chez les deux derniers croisements, faisant intervenir le gène n^c de *Formosa* (n° 20) et le gène n^c de *Hohenheimer weiss* (n° 21), la proportion des phénotypes n^c baisse jusqu'à 12 et 10 p. 100 montrant qu'il y a toute une gamme dans l'intensité du déficit. Ceci s'explique aisément par le jeu des gènes secondaires.

L'ensemble des 21 croisements totalise 12 734 plantes avec une proportion moyenne d'hétérozygotes de 0,489 0, léger déficit par rapport à la proportion 0,5 mais pourtant significatif ($\chi_1^2 = 6{,}16$). Le χ_{20}^2 d'homogénéité pour la proportion des hétérozygotes n'est cependant pas significatif (P voisin de 0,5). L'écart des hétérozygotes par rapport à la porportion 0,5 est le signe d'une sélection gamétophytique pour les deux sexes à la fois (voir fig. 6 et fig. 7). Il est possible qu'une faible action du gène gamétophytique femelle *gfx* ait défavorisé aussi le marqueur n^c abaissant ainsi légèrement la proportion des hétérozygotes. Dans un croisement seulement, à savoir (*CI 687* × *Wiera*) × *Garance* (croisement n° 10 du tableau 2) la proportion des hétérozygotes $N^c n^c$ s'écarte fortement de 0,5 et cela à partir de la F_3 sur certaines des descendances. Ce croisement a été analysé dans la publication de 1968. Pour les autres croisements, la proportion des hétérozygotes ne s'écarte pas significativement de 0,5 dans les descendances au-delà de la F_2 cependant qu'il y a des renversements de déviation particulièrement nets. Cela est vrai qu'elle que soit l'intensité de la déviation, les proportions devenant à la limite, celles d'un back-cross.

b) *Étude des disjonctions en F_3. Essai de calcul de la distance en morgans entre le gène gamétophytique et son marqueur.*

Pour calculer un pourcentage de recombinaisons d'après les renversements de déviation de la F_3, il faut disposer de comptages de phénotypes effectués sur un nombre de descendances suffisamment grand. Ces comptages ont été faits sur 64 descendances du croisement *R 88* × *Stende 10* (croisement n° 15 pour la F_2 du tableau 2) totalisant un nombre de 5 611 plantes. Les résultats figurent dans le tableau 3 où les descendances ont été groupées en trois parties selon le génotype au locus p^b ; les phénotypes $N^c N^c$ et $N^c n^c$ sont, en effet, parfois difficiles à distinguer l'un de l'autre lorsque la plante est $p^b p^b$. Ce groupement permet aussi de voir si le gène p^b, ou ceux qui lui sont liés ont une influence sur la déviation moyenne des phénotypes $n^c n^c$. On voit que celle-ci est la moins forte lorsque les plantes en disjonction n^c

TABLEAU 3

Disjonctions F_3 de n^C — R 88 × St 10 *et inverse*

1° Disjonction $p^b n^C$

N°	Total	$N^C N^C$ + $N^C n^C$	$n^C n^C$	Proportion $n^C n^C$
1	50	26	24	0,480 0
2	70	38	32	0,457 1
3	115	74	41	0,356 5
4	63	42	21	0,333 3
5	76	53	23	0,302 6
6	114	81	33	0,289 5
7	109	79	30	0,275 2
8	79	58	21	0,265 8
9	48	36	12	0,250 0
10	86	66	20	0,232 6
11	95	73	22	0,231 6
12	146	113	33	0,226 0
13	62	48	14	0,225 8
14	86	68	18	0,209 3
15	93	74	19	0,204 3
16	31	26	5	0,161 3
17	134	117	17	0,126 9
18	100	88	12	0,120 0
19	71	63	8	0,112 7
20	66	59	7	0,106 1
21	67	60	7	0,104 5
22	40	36	4	0,100 0
23	84	76	8	0,095 2
24	170	154	16	0,094 1
25	87	79	8	0,092 0
26	79	72	7	0,088 6
27	60	57	3	0,050 0
28	103	99	4	0,038 8
Total	2 384	1 915	469	0,196 7

2° Disjonction n^C homozygotie p^b

N°	Total	$N^C N^C$ + $N^C n^C$	$n^C n^C$	Proportion $n^C n^C$	HN
1	65	31	34	0,523 1	1
2	113	78	35	0,309 7	2
3	31	24	7	0,291 7	0
4	59	44	15	0,254 2	0
5	115	86	29	0,252 2	1
6	163	122	41	0,251 5	3
7	116	88	28	0,241 4	1
8	109	83	26	0,238 5	0
9	54	42	12	0,222 2	0
10	95	74	21	0,221 1	2
11	70	56	14	0,200 0	0
12	40	32	8	0,200 0	1
13	98	79	19	0,193 9	0
14	135	110	25	0,185 2	1
15	53	44	9	0,169 8	0
16	128	109	19	0,148 4	0
17	42	36	6	0,142 9	0
18	68	59	9	0,132 4	1
19	90	80	10	0,111 1	4
20	61	55	6	0,098 4	3
21	49	45	4	0,081 6	3
22	34	32	2	0,058 8	3
Total	1 788	1 409	379	0,212 0	26 = 1,43 %

TABLEAU 3 (*suite*)

3° Disjonction n^C homozygotie P^b

N°	Total	N^CN^C	N^Cn^C	n^Cn^C	Proportion n^Cn^C
1	123	32	56	35	0,284 6
2	106	27	55	24	0,226 4
3	72	23	33	16	0,222 2
4 *	209	79	101	29	0,138 8
5	79	33	36	10	0,126 6
6	78	34	35	9	0,115 4
7 *	117	45	59	13	0,111 1
8	84	38	37	9	0,107 1
9	102	44	48	10	0,098 0
10	82	35	39	8	0,097 6
11 *	124	58	57	9	0,072 6
12	100	33	60	7	0,070 0
13	76	26	47	3	0,039 5
14	87	39	46	2	0,023 0
Total	1 439	546	709	184	0,127 9

* Disjonctions resemées pour constituer des F_4. Plantes marquées.

4° Proportion des hétérozygotes N^Cn^C en F_3 (homozygotie P^b)

N°	Total	Nombre d'hétérozyg.	Proportion des hétérozyg.	Proportion des récessifs
1	123	56	0,455 3	0,284 6
2	106	55	0,518 9	0,226 4
3	72	33	0,458 3	0,222 2
4	209	101	0,483 3	0,138 8
5	79	36	0,455 7	0,126 6
6	78	35	0,448 7	0,115 4
7	117	59	0,504 3	0,111 1
8	84	37	0,440 5	0,107 1
9	102	48	0,470 6	0,098 0
10	82	39	0,475 6	0,097 6
11	124	57	0,459 7	0,072 6
12	100	60	0,600 0	0,070 0
13	76	47	0,618 4	0,039 5
14	87	46	0,528 7	0,023 0
Total	1 439	709	0,492 7	0,127 9

χ^2_{13} d'hétérogénéité pour la proportion des hétérozygotes 14,15, P 0,50 = 12,34 P 0,30 = 15,12.

sont homozygotes $p^b p^b$ et ceci n'est pas fortuit car le χ_2^2 d'homogénéité se monte à 42,30, bien au-delà du seuil de 1 p. 1 000 qui est à 13,82. Le chromosome p^b influe donc, dans ce croisement, sur l'intensité de la déviation ce qui donne de la vraisemblance à l'hypothèse des gènes secondaires agissant sur les gènes gamétophytiques.

Examinons maintenant le diagramme de la figure 5 où les 64 descendances en F_3, figurées en trait plein, ont été reportées avec les descendances de deux autres croisements. Les proportions des récessifs en abscisse sont données en « pour mille ». Les classes *b* (déficit) et *a* (normal) se distinguent assez bien mais la classe *c* (excédent) est plus enchevêtrée avec *a* et hétérogène. Pour l'ensemble des trois croisements, les proportions de 20 et 30 p. 100 de récessifs encadrent assez bien la classe des disjonctions normales (classe *a*) mais il y a quatre descendances qui paraissent aberrantes avec une proportion de récessifs supérieure à 42 p. 100 suggérant l'action de deux gènes gamétophytiques différents.

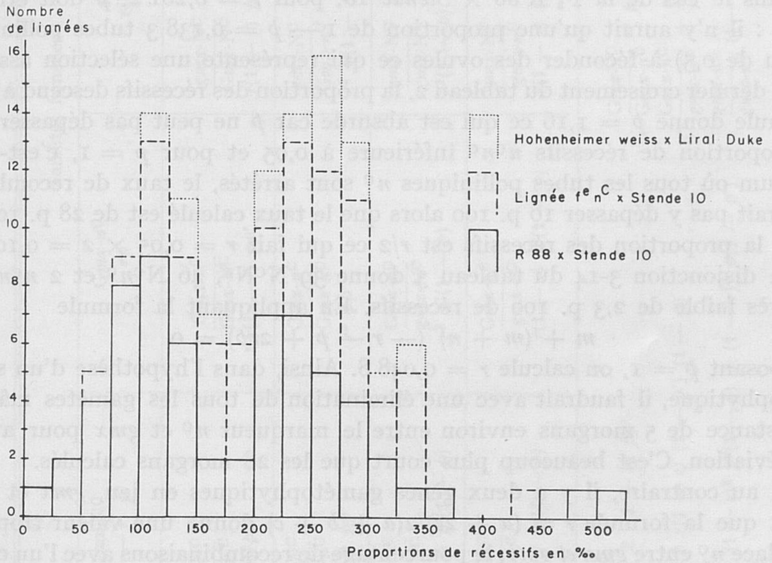


FIG. 5.

Proportions en F_3 des récessifs $n^C n^C$ dans 126 descendances de trois croisements primitivement supposés gmx-n^C × Gmx-N^C. Si le marqueur n^C n'était lié qu'à un seul gène gamétophytique, la classe *a* des disjonctions normales (20 à 30 p. 100 de récessifs) devrait être moins importante. Les variations dans l'intensité des déviations, dues à l'action de gènes secondaires, contribuent à enchevêtrer les trois classes : *a* à disjonctions normales, *b* à déficit et *c* à excédent de récessifs.

Pour les 64 disjonctions du tableau 3, ce sont les limites 19 et 31 p. 100 qui paraissent les meilleures selon le critère du χ^2 minimum ; *a* est alors égal à 26, *b* à 33 et *c* à 5. On obtient $r = 28{,}12$ morgans et le $\chi^2 1$ de comparaison entre la fréquence des classes ainsi délimitées et celle calculée avec cette valeur de *r* s'élève à 0,001, valeur pratiquement nulle. Toute autre délimitation donne un χ^2 de comparaison plus élevé.

Ce taux calculé de 28 p. 100 de recombinaisons entre *gmx* et n^C est cependant trop fort et n'est pas en concordance avec les disjonctions fortement déviées. Pour expliquer l'abaissement à 16,87 p. 100 de la proportion des récessifs de la F_2 du

croisement *R 88* × *Stende 10,* il faut une sélection gamétophytique intense pour une distance de 28 morgans du marqueur. A la F_3, la proportion des récessifs descend, chez certaines descendances, au-dessous de 10 et même 5 p. 100. Même si tous les tubes polliniques *gmx* étaient arrêtés dans les styles, les recombinaisons feraient apparaître davantage de descendances $n^c n^c$.

Les fréquences des génotypes d'une descendance d'une plante $gmx\text{-}n^c / Gmx\text{-}N^c$ (tabl 4) sont (pour $p' = 0{,}5$) : $0{,}5(r + p - 2rp)N^cN^c$, $0{,}5\ N^cn^c$ et $0{,}5(1 - r - p + 2rp)n^cn^c$. Si m représente le nombre de génotypes N^cN^c et n celui des génotypes n^cn^c, la méthode du maximum de vraisemblance donne l'équation suivante d'où peut être tirée la valeur de p en fonction de r :

$$m + (m + n)\ (-r - p + 2\ rp) = 0$$

Le nombre des hétérozygotes n'intervient pas dans la formule puisque leur proportion est une constante égale à 0,5 dans le cas où la sélection gamétophytique ne s'exerce que sur un seul sexe.

Dans le cas de la F_2 *R 88* × *Stende 10,* pour $r = 0{,}281\,2$, p doit être égal à 0,861 7 : il n'y aurait qu'une proportion de $1 - p = 0{,}138\,3$ tubes polliniques n^c (au lieu de 0,5) à féconder des ovules ce qui représente une sélection assez forte. Pour le dernier croisement du tableau 2, la proportion des récessifs descend à 0,109 0 ; la formule donne $p = 1{,}16$ ce qui est absurde car p ne peut pas dépasser 1. Pour une proportion de récessifs n^cn^c inférieure à 0,05 et pour $p = 1$, c'est-à-dire le maximum où tous les tubes polliniques n^c sont arrêtés, le taux de recombinaisons ne devrait pas y dépasser 10 p. 100 alors que le taux calculé est de 28 p. 100. (Pour $p = 1$, la proportion des récessifs est $r/2$ ce qui fait $r = 0{,}05 \times 2 = 0{,}10$.)

La disjonction 3-14 du tableau 3 donne 39 N^cN^c, 46 N^cn^c et 2 n^cn^c soit le taux très faible de 2,3 p. 100 de récessifs. En appliquant la formule

$$m + (m + n)\ (-r - p + 2rp) = 0$$

et en posant $p = 1$, on calcule $r = 0{,}048\,8$. Ainsi, dans l'hypothèse d'un seul gène gamétophytique, il faudrait avec une élimination de tous les gamètes mâles *gmx,* une distance de 5 morgans environ entre le marqueur n^c et *gmx* pour avoir une telle déviation. C'est beaucoup plus court que les 28 morgans calculés.

Si, au contraire, il y a deux gènes gamétophytiques en jeu, *gmx* et *gmy,* on conçoit que la formule $r = (a + 2c)/2(a + b + c)$ donne une valeur trop grande. Si on place n^c entre *gmx et gmy,* le pourcentage de recombinaisons avec l'un ou l'autre des deux gènes gamétophytiques correspond à la distance entre ces deux gènes. Il est donc égal à au moins le double du pourcentage de recombinaisons du marqueur avec le gène gamétophytique le plus rapproché. La proportion des descendances à déficit n^c c'est-à-dire celles qui appartiennent à la classe b sera plus faible ce qui, d'après la formule élève la valeur de r. En effet, si avec $r = 0{,}281\,2$ on a $a = 0{,}404\,4$, $b = 0{,}516\,7$ et $c = 0{,}078\,4$, en abaissant r à 0,1 par exemple les proportions deviennent $a = 0{,}18$, $b = 0{,}81$ et $c = 0{,}01$ c'est-à-dire que la classe des descendances à déficit devrait être beaucoup plus forte que les 52 p. 100 observés. Signalons au passage que TABATA (1961) sur l'Orge trouve une proportion de descendances F_3 à déficit encore plus basse. En mettant les limites pour la classe normale à 21 et 29 p. 100 de récessifs il trouve $a = 41$ soit 0,460 7, $b = 39$ soit 0,438 2 et $c = 9$ soit 0,101 1. Ceci conduit à une proportion de recombinaisons r, de 0,33, encore plus forte que la nôtre.

D'autres croisements ont été étudiés en F_3 : *Hohenheimer weiss* × *Liral Duke*

TABLEAU 4

Tableau de conjugaison des gamètes pour les locus de gmx *et de* n^C *dont la proportion de recombinaisons est de* r *;* p = *proportion des gamètes mâles* Gmx *achevant la fécondation ;* p' = *celle des gamètes femelles* Gmx. *Phase de couplage* gmx-n^C.

Gamètes mâles	Gamètes femelles			
	$Gmx\text{-}N^C$ $(1-r)\ p'$	$Gmx\text{-}n^C$ rp'	$gmx\text{-}N^C$ $r(1-p')$	$gmx\text{-}n^C$ $(1-r)\ (1-p')$
$Gmx\text{-}N^C$ $(1-r)\ p$	$\frac{Gmx\text{-}N^C}{Gmx\text{-}N^C}$ $(1-r)^2pp'$	$\frac{Gmx\text{-}n^C}{Gmx\text{-}N^C}$ $r(1-r)\ pp'$	$\frac{gmx\text{-}N^C}{Gmx\text{-}N^C}$ $r(1-r)\ p(1-p')$	$\frac{gmx\text{-}n^C}{Gmx\text{-}N^C}$ $(1-r)^2\ p(1-p')$
$Gmc\text{-}n^C$ rp	$\frac{Gmx\text{-}N^C}{Gmx\text{-}n^C}$ $r(1-r)\ pp'$	$\frac{Gmx\text{-}n^C}{Gmx\text{-}n^C}$ $r^2\ pp'$	$\frac{gmx\text{-}N^C}{Gmx\text{-}n^C}$ $r^2\ p(1-p')$	$\frac{gmx\text{-}n^C}{Gmx\text{-}n^C}$ $r(1-r)\ p(1-p')$
$gmx\text{-}N^C$ $r(1-p)$	$\frac{Gmx\text{-}N^C}{gmx\text{-}N^C}$ $r(1-r)\ p'(1-p)$	$\frac{Gmx\text{-}n^C}{gmx\text{-}N^C}$ $r^2\ p'(1-p)$	$\frac{gmx\text{-}N^C}{gmx\text{-}N^C}$ $r^2(1-p)\ (1-p')$	$\frac{gmx\text{-}n^C}{gmx\text{-}N^C}$ $r(1-r)\ (1-p)\ (1-p')$
$gmx\text{-}n^C$ $(1-r)\ (1-p)$	$\frac{Gmx\text{-}N^C}{gmx\text{-}n^C}$ $(1-r)^2\ p'(1-p)$	$\frac{Gmx\text{-}n^C}{gmx\text{-}n^C}$ $r(1-r)\ p'(1-p)$	$\frac{gmx\text{-}N^C}{gmx\text{-}n^C}$ $r(1-r)\ (1-p)\ (1-p')$	$\frac{gmx\text{-}n^C}{gmx\text{-}n^C}$ $(1-r)^2\ (1-p)\ (1-p')$

$$\frac{Gmx\text{-}N^C}{Gmx\text{-}N^C}\ (1-r)^2\ pp'$$
$$\frac{Gmx\text{-}N^C}{gmx\text{-}N^C}\ r(1-r)\ p'(1-p) + r(1-r)\ p(1-p')$$
$$\frac{gmx\text{-}N^C}{gmx\text{-}N^C}\ r^2(1-p\ (1-p')$$

$$\frac{Gmx\text{-}N^C}{Gmx\text{-}n^C}\ 2\ r(1-r)\ pp'$$
$$\frac{gmx\text{-}N^C}{gmx\text{-}n^C}\ 2\ r(1-r)\ (1-p')\ (1-p)$$
$$\frac{Gmx\text{-}N^C}{gmx\text{-}n^C}\ (1-r)^2\ p'(1-p) + (1-r)^2\ p(1-p')$$
$$\frac{Gmx\text{-}n^C}{gmx\text{-}N^C}\ r^2p'(1-p) + r^2p(1-p')$$

$$\frac{Gmx\text{-}n^C}{Gmx\text{-}n^C}\ r^2\ pp'$$
$$\frac{Gmx\text{-}n^C}{gmx\text{-}n^C}\ r(1-r)\ p'(1-p) + r(1-r)\ p(1-p')$$
$$\frac{gmx\text{-}n^C}{gmx\text{-}n^C}\ (1-r)^2\ (1-p)\ (1-p')$$

avec 15 descendances dont le tableau a déjà été publié en 1968 et Lignée *fe*n^c × *Stende 10* avec 47 descendances dont les disjonctions sont indiquées dans le tableau 5. Avec celles de *R 88 × Stende 10*, cela fait 126 descendances au total. Pour ces trois croisements, les récessifs n^cn^c sont en déficit à la F_2 ce qui permet de supposer qu'ils sont dans la phase de couplage *gmx-n* (dans l'hypothèse d'un seul gène gamétophytique). Ceci est important, car en phase de répulsion *gmx*-N^c, les proportions des phénotypes n^cn^c deviennent celles des phénotypes N^cN^c et inversement. La formule $r = (a + 2c)/2(a + b + c)$ de la phase de couplage devient en phase de répulsion, $r = (a + 2b)/2(a + b + c)$.

Avec cette somme de 126 descendances, les limites de classe qui donnent le χ_1^2 de comparaison le plus faible (0,148) sont 20 et 30 p. 100. La classe *a*, des disjonctions normales, se monte à 55 descendances, la classe *b*, des disjonctions à déficit de récessifs, à 55 aussi et la classe *c* à 16. Le diagramme de la figure 5 donne la répartition des diverses descendances. Avec ces chiffres, on arrive à un taux de recombinaisons plus fort que celui calculé uniquement avec les 64 descendances en F_3 du croisement *R 88 × Stende 10* : il est de 0,345 2 au lieu de 0,281 2. Comme les proportions des hétérozygotes restent, aux fluctuations près, égales à 0,5 et que les croisements récurrents ne présentent de déviation que lorsque la F_1 est utilisée en tant que parent mâle, on ne peut pas invoquer une sélection gamétophytique jouant en même temps sur les mégaspores pour expliquer ce taux trop élevé.



FIG. 6.

Proportions des génotypes d'une disjonction n^C *dans le cas d'une sélection gamétophytique dans le même sens et du même ordre pour les deux sexes à la fois.* p est la proportion des grains de pollen N^C ayant achevé la fécondation ainsi que celle des sacs embryonnaires N^C fécondés. Les proportions des trois génotypes sont : $p^2N^CN^C$; $2qpN^Cn^C$, $q^2n^Cn^C$, $(q = 1 - p)$.

L'étude du croisement Lignée $p^b n^c$ × *Garance* où il y a une sélection gamétophytique pour les deux sexes à la fois a été faite dans une publication antérieure (PLONKA, 1968). On est ainsi amené à admettre trois gènes gamétophytiques sur le chromosome n^c : *gmx* et *gmy* qui agissent sur la vitesse d'élongation des tubes polliniques et *gfx* qui agit sur la chance de réussite d'une mégaspore à constituer un sac embryonnaire. Le marqueur peut alors subir une sélection dans les deux sexes : dans ce cas il est soit favorisé soit progressivement éliminé (fig. 6). Mais aussi, le marqueur pourrait être favorisé dans les gamètes d'un sexe et au contraire, être défavorisé dans les gamètes de l'autre sexe. A ce moment, il y a augmentation de la proportion des hétérozygotes. Pour une élimination totale d'un type de gamètes toute la descendance devient hétérozygote pour le locus concerné malgré l'autogamie (fig. 7).

c) *Disjonctions simultanées pour* f^e *et* n^c.

Le croisement *Wiera* ($F^e n^c$) × *Stormont Motley* ($f^e N^c$) (effectué dans les deux sens) a donné une disjonction normale. Les deux parents sont probablement G*mx* donnant une F_1 G*mx*-F^e-n^c / G*mx*-f^e-N^c. Sur 1 338 plantes la proportion des blancs $n^c n^c$ a été de 0,256 4. La proportion des phénotypes $f^e f^e$ (anthères grises) par rapport aux phénotypes $F^e F^e$ (anthères bleues) est un peu plus basse avec la proportion de 0,231 7 mais ce léger déficit, avec le χ^2_1 de 2,40 n'est pas significatif. La proportion des hétérozygotes $N^c n^c$ y a été de 0,500 7 indiquant qu'il n'y a pas non plus de sélection gamétophytique femelle.

Dans cette disjonction, une seule plante avait les fleurs blanches aux anthères grises (les phénotypes blancs $F^e F^e$-$n^c n^c$ sont à anthères bleues). Elle provient de la conjugaison de deux gamètes recombinants $f^e n^c$. Cette plante $f^e f^e$-$n^c n^c$ a été croisée avec *Stende 10* ($p^b F^e N^c$), qui est sans doute homozygote pour le gène gamétophytique mâle *gmy*, dans le but d'avoir une disjonction en phase de couplage. Le génotype de la F_1 est probablement

$$P^b\text{-G}mx \cdot f^e \cdot n^c \cdot \text{G}my \;/\; p^b\text{-G}mx \cdot F^e \cdot N^c \cdot gmy$$

l'ordre de succession des locus du chromosome n^c étant problématique. En F_2, 360 plantes seulement ont été examinées. La proportion des phénotypes p^b y a été de 0,183 3 (66 plantes) ce qui constitue un déficit hautement significatif. La proportion $n^c n^c$ y a été de 0,210 9 et la proportion $f^e f^e$ de 0,207 5, celle des hétérozygotes $N^c n^c$ de 0,486 4. Ces déficits ne sont pas significatifs mais des déviations très fortes apparaissent à la F_3 sans doute à cause de remaniements des gènes secondaires agissant sur *gmy*. Sur les 47 disjonctions en F_3 reportées dans le tableau 5, les proportions des phénotypes $n^c n^c$ varient de 0,069 0 à 0, 447 4 pour des effectifs variant de 50 à plus de 250 plantes. Le χ^2_{46} d'homogénéité est hautement significatif. La proportion des hétérozygotes ne s'écarte pas significativement de 0,5. Dans cette F_3, la déviation du gène f^e est liée, aux recombinaisons près (1 à 2 p. 100 de recombinaisons), à celle du gène n^c, ce qui est en accord avec l'hypothèse d'une sélection gamétophytique.

B. — *Les croisements récurrents*

Les croisements récurrents que nous avons effectués indiquent qu'un gène gamétophytique n'agit que sur un sexe et il semble que pour chaque locus gamé-

TABLEAU 5

Étude de la liaison $f^e n^C$ — *Croisement Lignée* $f^e n^C$ × Stende 10 ($P^b f^e n^C$ × $p^b F^e N^C$). *Disjonction* F_3

1° Lignées en disjonction pour les gènes p^b, f^l et n^c

N°	Total	$P^b F^e N^C N^C$	$P^b F^e N^C n^C$	$P^b F^e n^C n^C$	$P^b f^e N^C N^C$	$P^b f^e N^C n^C$	$P^b f^e n^C n^C$	p^b groupés	Prop. p^b	Prop. f^e s/ph. P^b	Prop. $n^C n^C$ s/ph. ^{b} P
1	49	5	16	—	—	—	17	11	0,224 5	0,447 4	0,447 4
2	68	8	24	—	—	—	17	19	0,279 4	0,346 9	0,346 9
3	61	9	22	—	—	—	16	14	0,229 5	0,340 4	0,340 4
4	79	20	20	—	1	—	20	18	0,227 8	0,344 3	0,327 9
5	80	15	24	1	—	—	18	22	0,275 0	0,310 3	0,327 6
6	51	9	21	—	—	—	13	8	0,156 9	0,302 3	0,302 3
7	132	27	50	2	—	1	31	21	0,159 1	0,288 3	0,297 3
8	275	41	111	2	—	5	64	52	0,189 1	0,309 4	0,296 0
9	112	15	51	—	—	—	26	20	0,178 6	0,282 6	0,282 6
10	124	18	47	1	—	1	24	33	0,266 1	0,274 7	0,274 7
11	128	22	47	3	—	1	23	32	0,250 0	0,250 0	0,270 8
12	47	13	16	—	—	—	10	8	0,170 2	0,256 4	0,256 4
13	93	17	35	1	—	1	17	22	0,236 6	0,253 5	0,253 5
14	109	29	43	2	—	—	22	13	0,119 3	0,229 2	0,250 0
15	87	14	40	1	—	—	17	15	0,172 4	0,236 1	0,250 0
16	304	68	104	2	—	1	55	74	0,243 4	0,243 5	0,247 8
17	86	19	29	2	—	1	14	21	0,244 2	0,230 8	0,246 2
18	130	33	48	4	—	2	21	22	0,169 2	0,213 0	0,231 5
19	47	8	17	—	—	2	18	12	0,255 3	0,285 7	0,228 6
20	60	13	27	3	—	—	8	9	0,150 0	0,156 9	0,215 7
21	59	20	18	—	—	—	9	12	0,203 4	0,191 5	0,191 5
22	47	16	18	—	—	—	6	7	0,148 9	0,150 0	0,150 0
23	50	20	20	—	—	—	7	3	0,060 0	0,148 9	0,148 9
24	36	8	15	—	—	—	4	9	0,250 0	0,148 1	0,148 1
25	111	28	50	1	—	—	12	20	0,180 2	0,131 9	0,142 9
26	151	44	60	2	—	1	11	33	0,218 5	0,101 7	0,110 2
27	61	13	24	—	—	—	5	19	0,311 5	0,119 0	0,119 0
28	61	22	22	3	—	—	2	12	0,196 7	0,040 8	0,102 0
29	76	22	32	—	—	—	4	18	0,236 8	0,069 0	0,069 0
Total	2 774	596	1 051	30	1	16	501	579	0,208 7	0,236 0	0,241 9

Total	2 774	596	1 051	30	1	16	501	579	0,208 7	0,236 0	0,241 9

TABLEAU 5 (*suite*)

Étude de la liaison $f^e n^C$ — *Croisement Lignée* $f^e n^C$ × Stende 10. *Disjonctions* F_3

2° Lignées en disjonction pour les gènes f^e et n^C et homozygotes P^b :

N°	Total	$F^eN^CN^C$	$F^eN^Cn^C$	$F^en^Cn^C$	$f^eN^CN^C$	$f^eN^Cn^C$	$f^en^Cn^C$	Prop. f^e	Proportion n^Cn^C	Phénotype N^Cn^C	Proportion N^Cn^C
1	105	33	39	2	—	—	31	0,295 2	0,314 3	39	0,371 4
2	93	21	42	2	—	3	25	0,301 1	0,290 3	45	0,483 9
3	208	45	103	4	—	—	56	0,269 2	0,288 5	103	0,495 2
4	52	9	28	—	—	—	15	0,288 5	0,288 5	28	0,538 5
5	21	3	12	—	—	—	6	0,285 7	0,285 7	12	0,571 4
6	56	12	28	4	—	1	11	0,214 3	0,267 9	29	0,517 9
7	113	28	57	4	—	1	23	0,212 4	0,238 9	58	0,513 3
8	92	20	50	2	—	1	19	0,217 4	0,228 3	51	0,554 3
9	54	10	32	1	—	—	11	0,203 7	0,222 2	32	0,592 6
10	157	40	85	—	—	—	32	0,203 8	0,203 8	85	0,541 4
11	66	16	36	1	—	1	12	0,197 0	0,197 0	37	0,560 6
12	57	20	26	—	—	—	11	0,193 0	0,193 0	26	0,456 1
13	91	23	51	—	—	—	17	0,186 8	0,186 8	51	0,560 4
14	122	41	60	—	—	—	21	0,172 1	0,172 1	60	0,491 8
15	86	20	51	—	—	1	14	0,174 4	0,162 8	52	0,604 7
16	155	55	72	2	—	3	23	0,167 7	0,161 3	75	0,483 9
17	49	13	28	—	—	2	6	0,163 3	0,122 4	30	0,612 2
18	90	37	45	—	—	—	8	0,088 9	0,088 9	45	0,500 0
Total	1 667	446	845	22	—	13	341	0,212 4	0,217 8	858	0,514 7

χ^2_{17} d'homogénéité N^Cn^C = 19,73 P 0,30 = 19,51 P 0,20 = 21,62.

TABLEAU 6

Comportement du mutant p^b *en croisements récurrents*

	La F_1 comme parent femelle			La F_1 comme parent mâle			Disjonction F_2		
	Total	p^b	Propor.	Total	p^b	Propor.	Total	p^b	2 × propor.
1. *R 88 × Stende 10* $P^b n^C \times p^b N^C$	316	135	0,427 2	—	—	—	729	166	0,455 4
2. *Stende 10 × Safi V2* $p^b A^{dlm} \times P^b a^d L^m$	196	70	0,357 1	70	33	0,471 4	154	34	0,441 4
3. *Stende 10 × Abyssinian Yellow* $p^b R^m \times P^b r^m$	34	12	0,352 9	—	—	—	562	103	0,366 6
4. *(51-2) 9 × Fibra* $p^b N^C \times P^b n^C$	390	129	0,330 8	327	162	0,495 4	224	39	0,348 2
Total	936	346	0,369 7	397	195	0,491 2	1 669	342	0,409 8
χ^2_3 d'homogénéité			7,13						5,52

TABLEAU 7

Comportement des gènes f^{dl} *et* f^e *en croisements récurrents*

		La F_1 comme parent femelle			La F_1 comme parent mâle			Disjonction F_2		
		Total	Récessifs	Propor.	Total	Récessifs	Propor.	Total	Récessifs	2 × prop.
1° Gène f^{dl}										
Pusa 124 × Abyssinian yellow	$\underline{f^{dl}R^m} \times \underline{F^{dl}r^m}$	562	287	0,510 7	699	338	0,483 5	1 506	392	0,520 6
Chubut 10 × Concurrent	$\underline{f^{dl}N^C} \times \underline{F^{dl}n^C}$	289	148	0,512 1	218	127	0,582 6	1 574	492	0,625 2
2° Gène f^e										
Stormont Motley × Wiera	$\underline{f^e N^C} \times \underline{F^e n^C}$	67	29	0,432 8	149	85	0,570 5	1 338	310	0,463 4

tophytique il y a un allèle indifférent et un autre défavorisant le gamétophyte qui le porte.

1. *Comportement du gène* p^b.

Le tableau 6 donne les résultats de quatre croisements récurrents. Il y a un net déficit des phénotypes p^b lorsque la F_1 est prise comme parent femelle ; dans le sens contraire (F_1 comme parent mâle), les proportions sont normales. Il ne s'agit donc pas ici d'une compétition pollinique mais d'une compétition entre sacs embryonnaires selon qu'ils sont p^b ou P^b. Rappelons que c'est le gène p^b qui est directement cause de cette sélection gamétophytique femelle puisqu'il n'y a pas de renversement de déviation.

Le χ^2_3 d'homogénéité est voisin du seuil de signification. Le tableau 6 donne en même temps les disjonctions F_2 correspondantes. Les variations dans le déficit p^b n'y sont pas non plus significatives. Elles le sont, par contre, pour l'ensemble des 16 croisements que nous avons étudiés où les proportions de récessifs p^bp^b vont de 0,122 4 à 0,265 8.

2. *Comportement des gènes* f^{dl} *et* f^e.

Parmi les trois croisements récurrents du tableau 7, il n'y a eu de déviation que pour la F_1 *Chubut 10* × *Concurrent*. Cette fois-ci, c'est lorsque la F_1 est utilisée comme parent mâle que se produit la déviation ; il s'agit donc d'une compétition pollinique. L'excédent en récessifs f^{dl} de la F_2 se retrouve dans le croisement récurrent.

3. *Comportement du gène* n^c.

Le tableau 8 donne les résultats des cinq croisements récurrents effectués, classés par ordre d'importance du déficit n^c. C'est encore lorsque la F_1 est prise comme parent mâle que l'on observe une déviation des récessifs n^c ; il s'agit donc aussi d'une compétition pollinique mais à la défaveur des récessifs. Le χ^2 d'homogénéité est hautement significatif comme l'est d'ailleurs aussi le χ^2 des disjonctions en F_2 rapportées dans le tableau 7.

Le déficit du croisement récurrent n'est pas toujours concordant avec celui de la F_2. Le croisement n° 3 a une proportion n^c en F_2 de 0,272 3 alors que dans le rétrocroisement femelle parents × mâle F_1 la proportion des récessifs est de 0,394 5, écart hautement significatif de la proportion de 0,5 ($\chi^2_1 = 14{,}55$). Il n'y a pas non plus de concordance pour le croisement n° 5 où le déficit du rétrocroisement est plus fort que celui de la F_2. Les χ^2 d'interaction atteignent des probabilités d'environ 0,01 et 0,04 respectivement indiquant que les différences sont significatives. Elles peuvent s'expliquer par l'action des conditions du milieu extérieur sur la compétition pollinique, action qui a été mise en évidence dans une publication antérieure (PLONKA *et al.*, 1968).

4. *Croisement de la* F_1 R 88 (P^bn^c) × Stende 10(p^bN^c) *par une série de variétés.*

Le but de cette expérience a été d'observer si les styles des diverses variétés influent sur les vitesses d'élongation des tubes polliniques du pollen de la F_1 comme

TABLEAU 8

Comportement du gène n^C en croisements récurrents

	La F_1 comme parent femelle			La F_1 comme parent mâle			Disjonction F_2		
									2 × prop.
1. *Wiera* × *Stormont Motley* $F^e n^C \times f^e N^C$	221	110	0,497 7	260	121	0,465 4	1 338	343	0,512 8
2. *Concurrent* × *Chubut* $F^{dl} n^C \times f^{dl} N^C$	561	266	0,474 2	243	111	0,456 8	767	161	0,419 8
3. (*CI 687* × *Wiera*) × *Fibra* $p^b N^C \times P^b n^C$	390	198	0,507 7	327	129	0,394 5	224	61	0,544 6
4. *Hohenheimer weiss* × *Liral Duke* $N^f n^C \times n^f N^C$	69	32	0,463 8	87	26	0,298 9	2 055	224	0,218 0
5. *R 88* × *Stende 10* (Croisement 1958) $P^b n^C \times p^b N^C$	649	302	0,465 3	87	19	0,218 4	563	95	0,337 4
Total	1 890	908	0,480 4	1 004	406	0,404 4	4 947	884	0,357 4
χ^2_4 d'homogénéité			2,27			23,42			140,99

cela se passe chez les plantes allogames à incompatibilité de type gamétophytique. Dix variétés, en plus des parents de la F_1, ont été essayées. Les disjonctions sont données dans le tableau 9 par ordre décroissant des proportions n^c. Quand l'une des variétés est p^b comme *CI 687* ou *Ottawa 829-C*, la disjonction n^c n'a été prise que sur les phénotypes P^b (il n'y a pas de liaison avec n^c) car les phénotypes $p^bp^bN^cn^c$ peuvent parfois être confondus avec les phénotypes $p^bp^bN^cN^c$ ou $p^bp^bn^cn^c$. Avec la F_1 comme parent mâle la proportion moyenne des gamètes n^c ayant donné une descendance a été de 0,197 2 au lieu de 0,5. Dans le tableau 8, la proportion de la F_2 a été de 0,168 7 qu'il convient de multiplier par deux pour pouvoir comparer cette disjonction 0,25 : 0,75 à une disjonction 0,5 : 0,5.

TABLEAU 9

Croisement de la F_1 R 88 × Stende 10 ($P^bp^bN^cn^c$) *par une série de variétés*

Variétés	Génotypes	La F_1 comme parent mâle			La F_1 comme parent femelle		
		Total	n^c	Proportion	Total	n^c	Proportion
1. *CI 687*	p^b	134	35	0,261 2			
2. *Stende 10*	p^b	236	54	0,228 8	330	155	0,469 7
3. *Lignée 1*	n^c	352	77	0,218 8			
4. *Fibra*	n^c	447	96	0,214 8			
5. *Abyssinian yellow*	r^m	461	95	0,206 1			
6. *Garance*	a^dnfL^m	376	76	0,202 1			
7. *Stormont Motley*	f^e	327	66	0,201 8			
8. *Verrières à gr. jaunes*	p^b	199	39	0,196 0	347	164	0,472 6
9. *Lignée 2*	n^c	466	83	0,178 1	496	246	0,496 0
10. *Ottawa 829 C*	p^b	234	40	0,170 9	317	138	0,435 3
11. *Hollandia*	bleu	473	76	0,160 7			
12. *R 88*	n^c	133	20	0,150 4	557	274	0,491 9
Total		3 838	757	0,197 2	2 047	977	0,477 3
χ^2_{11} d'homogénéité				15,33			3,43

Les proportions des croisements récurrents varient de 0,261 2 à 0,150 4 mais ne diffèrent pas significativement entre elles (probabilité d'homogénéité voisine de 10 p. 100). On peut donc admettre que les styles des 12 variétés utilisées ont désavantagé de la même façon les tubes polliniques de génotypes n^c provenant de la F_1. Si les gènes responsables de ces déviations étaient des gènes d'auto-incompatibilité affaiblis de type gamétophytique on aurait pu normalement observer des différences, or les Linacées ont un système d'incompatibilité de type sporophytique.

Quand la F_1 est prise comme parent femelle, les proportions deviennent normale. ou presque. Les cinq pollinisations du tableau 9 donnent une proportion moyenne de plantes issues d'une oosphère n^c de 0,477 3, un léger déficit cependant significatif ($\chi^2_1 = 4,23$) à cause de la précision donnée par le nombre élevé de plantes comptées. Peut-être que les phénotypes n^cn^c sont un tout petit peu moins vigoureux, réduisant légèrement le nombre de plantes atteignant la floraison, ou bien que nous

nous trouvons dans la marge de probabilité de 4 p. 100 donnée par le χ^2, marge pour laquelle il s'agit toujours d'une disjonction 0,5 : 0,5. Cette dernière supposition est préférable parce qu'on n'observe pas dans les autres croisements un déficit de ce genre.

De même que pour la F_2, la disjonction en mégaspores p^b et P^b peut être considérée comme normale pour ces croisements avec la F_1 ce qui confirme les conclusions de KAPPERT (1935) selon lequel la sélection mégasporique est sous l'influence du milieu génotypique : selon les croisements réalisés. le déficit en phénotypes p^b peut être plus ou moins fort et parfois même la disjonction peut être normale.

IV. — DISCUSSION

Les particularités des disjonctions rapportées ici représentent sans doute plusieurs phénomènes distincts. Les gènes gamétophytiques mâles peuvent facilement être interprétés comme des gènes de stérilité d'un système d'incompatibilité de type sporophytique mis en veilleuse par le mode de culture et de sélection de la plante. Le gène p^b qui agit sur les mégaspores est difficile à rattacher à un système d'incompatibilité ; il se rangerait peut-être dans la catégorie des gènes semi-létaux éliminés, comme cela se passe chez d'autres espèces, à la faveur d'une hétérozygotie. Un troisième phénomène est offert par le gène gamétophytique femelle *gfx* du chromosome f^en^C, repérable par ses marqueurs et situé près du locus de *gmx* (ou de *gmy*). Il pourrait agir sur le développement des mégaspores comme le fait p^b ou bien appartenir à un type spécial d'incompatibilité comme celui suggéré par BATEMAN (1952) où l'incompatibilité serait du type sporophytique pour le pollen mais gamétophytique pour le sac embryonnaire. Celui-ci sécréterait des substances capables d'attirer ou au contraire de repousser les tubes polliniques selon leur constitution génique. Que les ovules sécrètent des substances de ce genre a été prouvé chez les Oenothères (SCHWEMMLE, 1968).

A. — *Hypothèse d'un système d'incompatibilité atténué*

Un système d'incompatibilité homomorphique peut être du type gamétophytique ou du type sporophytique. Le premier est caractérisé par l'indépendance des deux allèles du locus d'incompatibilité et leur manifestation du côté mâle après la méiose : la réaction du pollen sera toujours celle de l'allèle d'incompatibilité qu'il porte. Dans le type sporophytique, le comportement du pollen ou du tube pollinique est déterminé par le génotype diploïde et il y a une interaction entre la paire d'allèles allant de l'indépendance jusqu'à la dominance complète. Par exemple, si S_1 est dominant sur S_2, tous les grains de pollen d'une plante S_1S_2 se comporteront comme s'ils étaient S_1 et sont capables de pénétrer des styles à réaction S_2 (même si le pollen porte un allèle S_2). Si S_1 et S_2 agissent indépendamment l'un de l'autre, le pollen, bien que ne portant qu'un seul des deux allèles, possédera les deux spécificités S_1 et S_2 ; il ne pourra pas féconder de styles à réaction S_1 ou S_2.

Dans l'hypothèse d'un système d'incompabilité atténué de type gamétophytique il pourrait y avoir des différences de vitesse de croissance des tubes polliniques

pour un même pollen selon les styles des différentes variétés essayées. Dans une publication antérieure (PLONKA, 1968) ces différences s'observent en effet *in vitro* dans les styles fixés au vert lumière et soumis à une digestion à la pectinase, 12 minutes après le dépôt du pollen sur les stigmates. On trouve aussi des différences de vitesse d'élongation des tubes polliniques lorsqu'on pollinise diverses variétés avec le même mélange de pollen (PLONKA *et al.*, 1968). C'est ainsi qu'avec le mélange de pollen *R 88* + *Stende 10*, le pollen n^c de *R 88* germe mal sur ses propres styles alors qu'il germe nettement mieux sur les styles de *Stende 10*. Par contraste, lorsque les deux sortes de pollen n^c et N^c proviennent de la disjonction d'une F_1, n^c, germe aussi mal, lorsqu'il y a déviation, sur les styles du parent n^c que sur les styles du parent N^c. Autrement dit le pollen *gmx* d'une F_1 G*mx* / *gmx* se trouve défavorisé sur les deux sortes de styles G*mx*-G*mx* ou *gmx-gmx* alors que le pollen d'une variété homozygote *gmx-gmx* n'est défavorisé que sur les styles de même constitution génotypique. Le pollen n^c de la F_1 porterait, dans l'hypothèse d'un système d'incompatibilité atténué de type sporophytique, les deux spécificités *gmx* et G*mx* alors que le pollen N^c (lié à G*mx*) ne porterait aucune des deux spécificités.

Ces données cadrent bien avec l'hypothèse de la nature complexe du gène d'incompatibilité proposée par LEWIS en 1960. Ce gène serait composé d'un cistron de spécificité et d'un cistron d'activation, ce dernier comprenant deux segments, l'un pour le pollen, l'autre pour le pistil. On observe en effet souvent une perte de la réaction d'incompatibilité du pollen alors qu'elle est conservée par le pistil (KEEP, 1968) ; c'est alors par le défaut de fonctionnement du segment d'activation du pollen que se perd la réaction d'incompatibilité. Pour expliquer le comportement du pollen de la F_1, il suffit d'admettre que les deux messages de spécificité, G*mx* et *gmx*, déjà formés avant la méiose, sont transmis à tous les grains de pollen au niveau du microsporocyte. Le cistron d'activation des spécificités, par contre, ne fonctionnerait qu'après la méiose. On peut considérer le gène gamétophytique *gmx* comme un gène d'incompatibilité affaibli par le milieu génotypique mais dont les deux cistrons fonctionnent quand même alors que le gène G*mx* aurait muté pour le segment d'activation du pollen mais pas pour celui du pistil. Du côté du pistil donc, les deux spécificités, G*mx* et *gmx*, auraient été activées avant l'épanouissement de la fleur ; du côté du pollen, seuls ceux qui ont reçu le gène *gmx* auraient leurs spécificités activées, le segment d'activation n'entrant en action qu'après la formation des microspores. Dans les grains de pollen G*mx* les deux messages de spécificités ne sont pas activés par suite de la mutation du segment concernant le pollen. Les tubes polliniques *gmx*, avec leur marqueur n^c, seront alors défavorisés aussi bien sur des pistils G*mx* (le cistron d'activation n'ayant muté que pour le segment concernant le pollen) que des pistils *gmx* et les grains de pollen G*mx* avec leur marqueur N^c, où les spécificités ne sont pas activées, germeront normalement.

D'après les recherches de BREWBAKER (1967), les espèces qui émettent un pollen à deux noyaux ont un système d'incompatibilité du type gamétophytique et celle qui émettent un pollen à trois noyaux ont un système du type sporophytique. Il se trouve que les Linacées ont des grains de pollen qui sont émis à trois noyaux. Si la sélection gamétophytique du Lin représente un reste d'incompatibilité cette incompatibilité serait du type sporophytique pour les spécificités mais gamétophytique pour l'activation de ces spécificités dans le pollen. Il est connu que l'effet d'un gène d'incompatibilité peut être modifié ou atténué par des modificateurs récessifs

(BREWBAKER, 1960 ; cité par LUNDQVIST, 1965). C'est ainsi que l'on explique les divers degrés de pseudo-compatibilité de *Trifolium repens* (ATWOOD, 1942 ; cité par LUNDQVIST, 1965) et de *Festuca pratensis* (LUNDQVIST, 1961). Selon PANDEY (1959) ; les irrégularités dans le fonctionnement du modèle d'incompatibilité chez *Abutilon hybridum* seraient causées par un défaut d'ajustement d'un ensemble polygénique contrôlant les gènes d'incompatibilité, défaut d'ajustement nuisible au bon fonctionnement de la série des allèles S*n*. Selon REIMANN-PHILLIP (1965) la réaction d'incompatibilité s'émousse et se perd lorsqu'on applique la méthode de sélection pédigree par constitution de familles issues de plantes uniques.

On peut très bien admettre que les anciennes populations de Lin cultivé caractérisées par leur héterogénéité étaient formées de plantes plus ou moins auto-incompatibles d'autant que la fleur est adaptée à l'entomophilie. Ce n'est que depuis une cinquantaine d'années que l'on commence à homogénéiser les variétés. L'atténuation de la variation, entraînant la diminution du nombre d'allèles S dans les populations ainsi sélectionnées amoindrit les chances de fécondations compatibles. Comme la stérilité des fécondations incompatibles est rarement absolue (LACZYNSKA HULEWICZ *et al.*, 1963) on comprend qu'une sélection naturelle de gènes secondaires modificateurs puisse atténuer l'effet des allèles d'incompatibilité. La grande variabilité de la vitesse d'élongation des tubes polliniques dans les styles d'un croisement à l'autre s'explique par des changements de milieu génotypique. Il y aurait un certain nombre de gènes modificateurs à action faible dont le dosage change d'une variété à l'autre.

Cependant, les plantes allogames n'ont généralement qu'un seul locus d'incompatibilité muni de toute une série d'allèles S. Exceptionnellement il y en a deux chez les Graminées et les Solanacées avec la supposition d'une origine par duplication de l'autre locus (LUNQVIST, 1965). Chez le Lin cultivé quatre locus de compétition pollinique ont été mis en évidence : un sur le chromosome *nf*, un autre, *gmz*, sur le chromosome $f^{al}f^{an}$ et deux, *gmx* et *gmy*, sur le chromosome $f^{e}n^{c}$. Il est fort probable d'ailleurs que si le nombre de marqueurs étudiés était plus grand, d'autres gènes gamétophytiques encore auraient été mis en évidence. Les huit marqueurs utilisés, p^{b}, a^{d}, l^{m}, n^{f}, f^{al} et f^{an}, f^{e} et n^{c} sont répartis sur six chromosmes. Seuls les trois premiers, marquant chacun un chromosome différent ne paraissent pas liés à un gène gamétophytique mâle. Parmi ceux-ci, l^{m} a été étudié sur un nombre trop faible de croisements (10 croisements seulement avec un total de 1 312 plantes) pour être sûr qu'il n'est pas lié à un gène gamétophytique. La disjonction de a^{d} par contre a été examinée sur 37 croisements avec un total de 12 444 plantes ce qui rend probable qu'il n'y a pas de gène gamétophytique sur le chromosome a^{d}. Mais le chromosome $f^{e}n^{c}$ porte, à lui tout seul, deux locus de gènes gamétophytiques mâles et un locus gamétophytique femelle. Sur cet échantillonnage de six chromosomes donc, trois au moins portent un ou plusieurs gènes gamétophytiques. Comme le Lin cultivé a 15 paires de chromosomes, l'extrapolation donnerait une dizaine de locus de gènes gamétophytiques au moins. Le Lin cultivé serait un exemple du cas hypothétique discuté par A. J. BATEMAN (1952) selon lequel, à l'origine, les systèmes d'incompatibilité comporteraient de nombreux locus. La plupart des espèces auraient évolué par la suite vers des systèmes à un ou deux locus seulement.

Cela peut se concevoir si l'on admet avec LENOBLE (1967, 1969) que les gènes liés à un locus d'incompatibilité se trouvent généralement à l'état hétérozygote et

que ce sont les allèles qui présentent la meilleure aptitude à la combinaison qui seront favorisés par la sélection naturelle. Si les autres locus présentent une hétérozygotie moins avantageuse, il y aura élimination des gènes entraînant l'incompatibilité. Sur le plan de la compétition pollinique, si le rôle de la sélection gamétique est de favoriser les combinaisons les meilleures pour les zygotes qui résulteront de la fécondation, les locus qui ne sont pas encore liés à des gènes d'hétérosis seront de même défavorisés et perdront leur caractère gamétophytique ou d'incompatibilité. C'est pour cela que les systèmes d'incompatibilité qui ont pu être étudiés jusqu'à présent sont à un seul locus, exceptionnellement à deux (cas des Graminées, de quelques Solanacées, de *Beta vulgaris*).

Lorsque les plantes doivent s'adapter à l'autogamie, comme cela se passe notamment chez les espèces cultivées, l'homozygotie pour le locus d'incompatibilité entraîne une perte de vigueur. Il est curieux que chez le Lin cultivé, l'existence d'un locus gamétophytique femelle au voisinage de *gmx*, rendant possible une sélection gamétique en sens inverse d'un sexe à l'autre, puisse maintenir un certain taux d'hétérozygotie sur cette région de chromosome malgré l'autogamie.

B. — *La sélection gamétophytique est peut-être, dans certains cas, un moyen d'épuration du génotype à la faveur d'une hétérozygotie*

Il se trouve que le gène p^b, plus ou moins défavorisé en sélection gamétophytique femelle lorsqu'il y a hétérozygotie, est nuisible à la plante puisqu'en même temps qu'elle perd la faculté de produire des pigments anthocyaniques, les pétales sont déformés et sa vigueur est quelque peu amoindrie. Les études sur d'autres organismes végétaux et animaux indiquent que les gènes éliminés par sélection gamétophytique sont, assez souvent, plus ou moins létaux ou tout au moins défavorables à l'organisme qui les porte. REIMANN-PHILIPP (1962) trouve chez le Pétunia un gène de létalité qui provoque une certaine mortalité des zygotes mais aussi diminue les chances de fécondation du pollen qui les porte. BERNARDO (1963) étudiant des hybrides de *Gossypium* amphidiploïdes constate une élimination significative des gamètes déséquilibrés du point de vue chromosomique. DAVIES et WALL (1961) en soumettant du pollen de *Melandryum* à des rayons Gamma obtiennent un déficit de plantes mâles dans la descendance dû à ce que le pollen portant le chromosome sexuel Y germe moins bien que le pollen X. Comme le chromosome Y est plus long que le chromosome X, il a plus de chance d'être endommagé et de handicaper ainsi davantage le pollen qui le porte. CATTANACH (1962) étudiant des souris femelles XO observa un fort déficit de souris XO dans la descendance. L'explication la plus probable est que les génomes dépourvus du chromosome X sont expulsés préférentiellement dans les corpuscules polaires de sorte que la plupart des ovules portent un chromosome X.

Mais il arrive aussi qu'il n'y ait pas de barrière dans la transmission de gènes létaux : les exemples de sélection gamétique chez la Drosophile sont rares. Chez la Souris, les allèles semi-létaux de la série t^n sont bien avantagés par rapport à l'allèle létal T au cours de la sélection gamétique mâle dans les croisements femelle $++ \times$ mâle Tt^1. Mais dans les croisements femelle $t^o + \times$ mâle $T+$, il y a autant de spermatozoïdes T que de spermatozoïdes normaux + à former un zygote (KAICHIRO YASSAGISAWA *et al.*, 1961). Dans d'autres croisements, les allèles

t^n sont même favorisés par rapport aux allèles + quand il s'agit de féconder les ovules portant l'allèle létal T chez les femelles hétérozygotes T +. Ces phénomènes pourraient trouver une explication si le rôle de la sélection gamétique est, avant tout, de favoriser les combinaisons génétiques les plus avantageuses. Parmi ces combinaisons, l'hétérozygotie est presque toujours plus favorable à l'organisme que l'homozygotie. Un gène défavorable à l'état homozygote peut être avantageux à l'état hétérozygote. Il se trouve effectivement que les souris mâles + t ont, au laboratoire, une viabilité supérieure à celle des souris homozygotes normales ++ (BATEMAN, 1960 *a*).

Qu'il y ait des mécanismes favorisant les combinaisons chromosomiques ou génotypiques les meilleures, cela ressort des études des translocations. BURNHAM (1956) étudiant la ségrégation de quadrivalents de translocation au moment de l'anaphase chez diverses espèces constate qu'elle est généralement du type alterné. Ce mode d'assortiment des chromosomes donne des tétraspores équilibrées. La ségrégation adjacente conduit à des duplications et des déficiences normalement létales : elle se produit rarement. Afin d'éviter la formation de gamètes mal équilibrés, l'organisme dispose d'un mécanisme qui interfère dans la distribution au hasard des homologues des différentes paires de chromosomes.

Chez le diptère *Cochliomyia hominivorax*, la fertilité des mouches hétérozygotes pour une translocation réciproque a été examinée par LA CHANCE *et al.* (1964) en effectuant tous les types de croisements possibles. Ici aussi il y a une ségrégation préférentielle des chromosomes transloqués évitant la formation de gamètes mal équilibrés. La fertilité effective des mouches est plus grande que celle qui est estimée en se basant sur une répartition au hasard des chromosomes transloqués. Dans le cas de p^b il reste néanmoins un point à éclaircir. Pourquoi ce gène qui paraît défavorable n'est-il pas éliminé dans les deux sexes à la fois ? Pourquoi est-il toujours transmis normalement par le pollen ?

C. — *La sélection gamétophytique dans les deux sexes à la fois peut favoriser l'hétérozygotie*

Les plantes munies d'un système d'auto-incompatibilité ne peuvent normalement pas s'autoféconder : l'hétérozygotie est entretenue par l'allogamie. On peut cependant concevoir des plantes à haut degré d'autogamie comme le Lin cultivé mais dont certains locus restent fortement hétérozygotes. Normalement, après un croisement, la proportion des plantes hétérozygotes pour un locus donné diminue régulièrement de moitié d'une génération à l'autre lorsqu'il y a autogamie. S'il y a hétérozygotie pour m couples d'allèles qui se disjoignent indépendamment, au bout de n générations après la F_1 (pour une F_2, $n = 1$) la proportion d'homozygotes de la descendance est $[1 - \left(\frac{1}{2}\right)^n]^m$. S'il y a hétérozygotie pour 20 locus indépendants par exemple, à la F_1, 73 p. 100 des plantes auront fait retour à l'homozygotie pour l'ensemble des 20 locus en cas d'autogamie stricte. A la F_{10}, 97 p. 100 des plantes seront entièrement homozygotes.

Lorsqu'il y a sélection gamétophytique pour un sexe seulement, le retour à l'homozygotie se fait quand même normalement puisque la proportion des hétérozygotes reste égale à 1/2 dans la descendance pour un locus. Mais un des phénotypes

sera avantagé par rapport à l'autre. Les choses se passent différemment lorsqu'il y a sélection gamétophytique d'un gène dans les deux sexes à la fois mais en sens inverse d'un sexe à l'autre. La figure 7 montre qu'il n'y a que des hétérozygotes pour le gène en question dans la descendance lorsqu'un allèle est éliminé dans un sexe mais au contraire le seul conservé dans l'autre ($p = 0$ ou 1) et cela en autofécondation. Les régions du chromosome voisines de ce gène pourront en bénéficier en partie : leur degré d'hétérozygotie, dans les descendances, sera d'autant plus grand qu'elles en seront plus rapprochées.

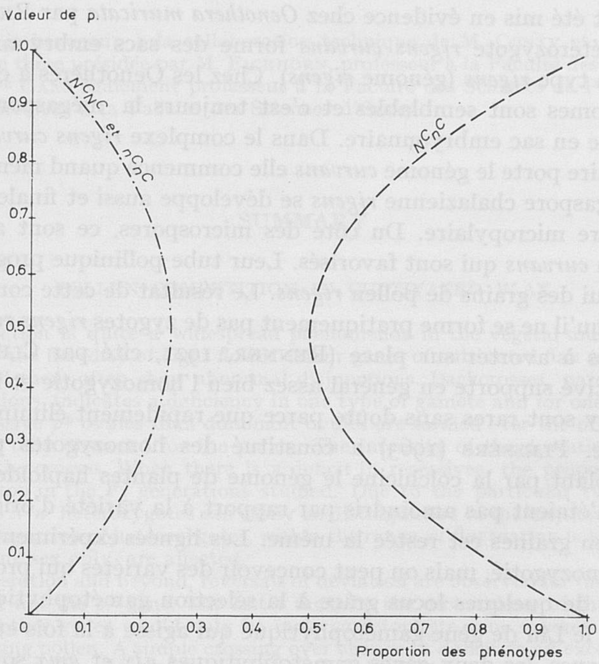


FIG. 7.

Sélection gamétophytique de même intensité mais en sens inverse d'un sexe à l'autre. p est la proportion des grains de pollen N^C ayant achevé la fécondation et $1 - p = q$ celle des sacs embryonnaires N^C ayant été fécondés. Les proportions des trois génotypes sont : $pq\ N^CN^C$, $p^2 + q^2\ N^Cn^C$, $pq\ n^Cn^C$.

Le marqueur n^C indique une sélection gamétique de ce genre pour un des croisements étudiés (PLONKA, 1968) mais ce n'est pas le même gène gamétophytique qui agit dans les deux sexes à la fois. Il y en a un pour le sexe mâle et l'autre pour le sexe femelle puisqu'il y a des recombinaisons. Il s'agit des gènes gamétophytiques *gmx* (ou *gmy*) et *gfx*. Leurs locus doivent être assez rapprochés étant donné le peu de recombinaisons et l'intensité de la déviation du marqueur n^C. Chez le Lin les gènes gamétophytiques n'agissent que dans un sexe à la fois. Cependant HARTE (1961) signale chez *Oenothera Hookeri* un gène situé dans le premier groupe de chromosomes liés qui agit à la fois sur la sélection gamétophytique femelle et la sélection gamétophytique mâle. Pour un tel gène (sélection inverse d'un sexe à l'autre) le tableau 4 peut indiquer le degré d'hétérozygotie d'un marqueur situé à une distance de recombinaison r du locus gamétophytique ; il suffit de poser $p' = 1 - p = q$. Pour une valeur

sélective p de ce gène gamétophytique à la fois mâle et femelle la proportion d'hétérozygotes du marqueur ($N^c n^c$ dans le cas du tableau 4) serait :

$$8rp(rp - r - p + 1) + 2r(r - 1) + p^2 + q^2$$

Si l'on pose $p = 1$ la proportion des hétérozygotes devient $2r^2 - 2r + 1$. Elle se rapproche de 1 lorsque r tend vers 0.

Chez les Oenothères à « létaux équilibrés » c'est le génome en entier qui reste perpétuellement hétérozygote malgré l'autogamie. D'ailleurs, seuls les embryons hétérozygotes sont viables mais grâce à la sélection gamétophytique il ne se forme pratiquement pas d'embryons homozygotes ce qui économise les avortements. Ces phénomènes ont été mis en évidence chez *Oenothera muricata* par RENNER dès 1921. Le complexe hétérozygote *rigens curvans* forme des sacs embryonnaires qui sont presque tous du type *rigens* (génome *rigens*). Chez les Oenothères à complexe homozygote, les génomes sont semblables et c'est toujours la mégaspore micropylaire qui se développe en sac embryonnaire. Dans le complexe *rigens curvans*, si la mégaspore micropylaire porte le génome *curvans* elle commence quand même à se développer mais la mégaspore chalazienne *rigens* se développe aussi et finalement l'emporte sur la mégaspore micropylaire. Du côté des microspores, ce sont au contraire les grains de pollen *curvans* qui sont favorisés. Leur tube pollinique progresse plus rapidement que celui des grains de pollen *rigens*. Le résultat de cette compétition gamétophytique est qu'il ne se forme pratiquement pas de zygotes *rigens rigens* ou *curvans curvans* destinés à avorter sur place (RENNER, 1921, cité par CLELAND, 1962).

Le Lin cultivé supporte en général assez bien l'homozygotie et les gènes létaux ou semi-létaux y sont rares sans doute parce que rapidement éliminés par sélection gamétophytique. PLESSERS (1963) a constitué des homozygotes parfaits de Lin cultivé en doublant par la colchicine le génome de plantes haploïdes. Ces homozygotes parfaits n'étaient pas amoindris par rapport à la variété d'origine : l'aptitude au rendement en graines est restée la même. Les lignées expérimentées étaient bien adaptées à l'homozygotie, mais on peut concevoir des variétés qui profitent de l'hétérosis au niveau de quelques locus grâce à la sélection gamétophytique. S'il n'a pas été trouvé chez le Lin de gène gamétophytique qui agisse à la fois et en sens inverse dans les deux sexes, les deux gènes gamétophytiques *gfx* et *gmx* sont suffisamment liés pour avoir un effet comparable lorsqu'ils sont dans la phase de répulsion. S'ils étaient constamment liés, des gènes létaux pourraient s'accumuler dans leur voisinage mais un retour périodique à la phase de couplage permettrait leur élimination graduelle si, comme p^b, ils défavorisent le gamétophyte qui les porte. De plus, en phase de couplage, le retour à l'homozygotie se fait normalement et les gènes létaux ou semi-létaux pourront être aussi éliminés par sélection sporophytique.

Il existe peut-être des lignées à hétérozygotie permanente pour certains locus malgré l'autogamie, mais elles doivent passer inaperçues à cause du caractère récessif des marqueurs ; les hétérozygotes présentent alors le phénotype dominant. Seul le gène n^c se reconnaît à l'état hétérozygote mais comme on élimine en sélection de variétés les lignées non fixées il n'est pas étonnant de ne pas rencontrer d'hétérozygotes fixés $N^c n^c$. Il serait intéressant, dans les descendances où ils sont excédentaires, de reprendre les lignées en disjonction pour le gène n^c où la proportion des hétérozygotes est de plus en plus forte. Comme la sélection gamétophytique est sous la dépendance de gènes secondaires on peut accroître ainsi le taux des hétérozygotes et essayer d'obtenir des lignées en disjonction n^c où n'apparaissent plus

d'homozygotes. Ces lignées à hétérozygotie permanente resteraient cependant autogames ; les plantes ne devenant allogames que lorsque tout l'autopollen germe lentement, or, dans notre cas, seule la moitié du pollen, celle du gène favorisé dans les ovules germe lentement.

Reçu pour publication en janvier 1971.

REMERCIEMENTS

Ce travail doit beaucoup à la collaboration technique de M. Conty et de M. Fallot. Il a fait l'objet d'une thèse présidée par M. Eichhorn, professeur à la Faculté des Sciences de Paris, examinée par Mme Gans également professeur à la Faculté des Sciences de Paris et dirigée par M. Demarly, professeur à la Faculté des Sciences d'Orsay.

SUMMARY

POLLEN COMPETITION IN CULTIVATED FLAX

Gametic selection is quite a widespread phenomenon in the vegetal and animal kingdom. Detailed study of the heredity of eight flower colour genes of cultivated flax (autogamous plant) reveals that six of them often show abnormal disjunctions. Backcrosses, parent $\times$ F_1, carried out in both directions, indicates a deficiency in one type of gamete and for one sex only : for the p^b gene, less recessive p^b ovules than dominant ovules are formed ; for the other five genes, the lack of balance is only observed for the pollen. The intensity of the deviation depends on the varieties used in the crosses. When there is a deficit in recessives, the proportion of recessives can fall to 10 p. 100 in the F_2 generations studied. Due to the particular types of dominance of the n^c gene, the N^cn^c heterozygotes can easily be distinguished in the disjunction. With certain exceptions, the proportion of heterozygotes, within the range of fluctuation is 1/2, which confirms that gametes of one sex only, are affected.

At the F_3 generation and beyond, reversals of deviation are observed for the five male gamete selected genes but not the p^b gene. The latter must be the direct cause of the p^b ovule deficit, whereas the five other genes would only be male gametophyte gene markers acting on the proportions of fertilizing pollen. A simple crossing over changes a deficit to an excess and vice versa.

Female gametophyte selection is easily conceivable as there are several megaspores in the ovule to compete for the formation of the embryon-sac. The male gametophyte factors, on their hand, influence the speed of pollen tube elongation. This is proved by micrometric measuring of the lengths of pollen tubes in styles pollinated with different sorts of pollen. Likewise, fertilization with mixtures of pollen grains where two types of pollen compete inside the same styles show differences of proportion in the offspring. These experiments have formed the subject of two earlier publications.

Counts of disjunction for the n^c gene were taken on 126 F_3 generation offspring. This enables the distance, in morgans, between the gametophyte gene and its n^c marker to be calculated. The calculation gives 35 morgans but this distance is far too great as the proportion of recessives drops to five, three and even two per cent for certain F_3 offspring. The study of 21 different crosses, in disjunction, for the n^c gene suggests that a second male gametophyte gene is to be found on the same chromosome, which explains the aberrant distance of 35 morgans which was calculated.

One of the crosses gave proportions of N^cn^c heterozygotes in F_3 generations deviating significantly from the proportion 1/2 in both directions. This is the indice of a gametophyte selection taking place on both sexes at the same time. When the n^c marker is not favoured in one sex but on the other hand is favoured in the other sex, the proportion of heterozygotes increases to more than 1/2. When one of the alleles (n^c or N^c) is completely eliminated, the offspring comprises heterozygotes only. In the case of the same allele being favourized in both sexes, the proportion of heterozygotes is less than 1/2.

What can be the origin and significance of the gametophyte genes ? It seems that the male gametophyte genes are derived from incompatibility genes resulting in the weakening of the

incompatibility reaction due to cultivation conditions and breeding methods. The custom of cultivating « pure lines », highly homozygous, favours the accumulation of secondary genes permitting pseudo-compatibility to develop. Originally, cultivated flax must have possessed a sporophytic incompatibility system, comparable to that of wild heterostyle species of *Linum*. The results of a fertilization experiment of a series of varieties by the pollen of an F_1 generation whose F_2 generation proportions are greatly deviated can only be explained if a weakened sporophytic incompatibility type is assumed. The experiment was carried out to see if the styles of different varieties reacted differently to two pollen markers n^c and N^c of the F_1 generation, as is the case with the pollen mixture from homozygous varieties. The normal proportion of a backcross is 0.5 N^c : 0.5 n^c ; with the pollen of this F_1 generation (male parent) it goes to 0.8 N^c : 0. 2 n^c on average and the slight differences from one offspring to another, according to the female parent used, can be attributed to chance, contrary to what was expected.

In a sporophytic incompatibility system all the pollen grains from one plant must react in the same way. If the two alleles of incompatibility are indépendent, for instance S_1 and S_2, all the pollen grains must bear both specificities S_1 and S_2. But there is a difference in behaviour between the N^c pollen and the n^c pollen of our F_1 generation. If one refers to Lewis' hypothesis, 1960, the incompatibility gene comprises two cistrons : one for specificities and the other for their activation, the latter activating the specificities of the styles independently from those of the pollen. The studies made on a certain number of cultivated plants indicates that autogamy is often obtained by mutation of the activation function of the pollen specificities. This must also have taken place for a certain number of cultivated flax varieties, and in our experiment, the N^c marker would be linked to an *S* allele having undergone mutation for the activation of the specificities in the pollen. The n^c marker, on the other hand would be linked to a whole S allele, having kept the ability to activate pollen specificities but with incompatibility reaction simply weakened by the action of secondary genes. The specificities would be formed before meiosis in the microsporocytes but activation of these specificities in the pollen grains would not take place until after their formation . The N^c pollen grains, non-activated, normally germinate on all the styles of the tested varieties ; on the other hand, the n^c pollen grains where the two specificities are activated, are favoured neither on the n^c varieties as the parent R 88 of the F_1 generation, nor on the N^c varieties as the other parent, St 10, of the F_1 generation (there would have been no mutation for the suppression of activation of the specificities in the styles).

Concerning the significance of the female gametophyte genes, it can be imagined that they contribute to the maintenance of the heterozygous state. When a female gametophyte gene is linked in repulsion phase to a male gametophyte gene, the heterozygote proportion increases with the degree of closeness of the link ; this is despite self-fertilization. According to Lenoble (1969) genes of heterosis accumulate around the genes of incompatibility. Therefore these regions are the most sensitive to inbreeding when an allogamous plant is forced to adapt to autogamy. A linked female gametophyte gene then remedies the situation.

In the case of the p^b anthocyan in suppressor which can have a semi-lethal effect in the homozygote state and which is partly eliminated in a heterozygous state, in a genetic purification like those which are often reported by various authors my have occured, the organism favouring the most balanced gametes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bateman A. J., 1952. Self-incompatibility systems in Angiosperms. *Heredity*, **6**, 285-310.

Bateman N., 1960 *a*. High frequency of a lethal gene (t^e) in a laboratory stock of mice. *Genet. Res.*, **1**, 214-225.

Bateman N., 1960 *b*. Selective fertilization at the T locus of the Mouse. *Genet. Res.*, **1**, 226-238.

Bennett D., Dunn L. C., 1964. Repeated occurrences in the mouse of lethal alleles of the same complementation group. *Genetics*, **49**, 949-958.

Bernardo F. A., 1963. Chromosome élimination as related to genetical segregation frequencies in *Gossypium* amphidiploids. *Dissert. Abstr.*, **23**, 3, 596.

Brewbaker J. L., 1967. The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the Angiosperms. *Amer. J. Bot.*, **54**, 1069-1083.

Burnham C. R., 1956. Chromosomal interchanges in Plants. *Bot. Rev.*, **22**, 419-552.

Cattanach B. M., 1962. X O mice. *Genet. Res.*, **3**, 487-490.

Chesley P., Dunn L. C., 1937. The inheritance of taillessness (anury) in the house mouse *Genetics*, **21**, 525-536.

Cleland R. E., 1962. The Cytogenetics of *Oenothera*. *Adv. Genet.*, **11**, 147-237.

CROSBY J. L., 1949. Selection of an unfavourable gene-complex. *Evolution*, **3**, 212-230.

DAVIES D. R., WALL E. T., 1961. The effect of Gamma irradiation on the sex ratio of *Melandrium* species. *Heredity*, **16**, 131-143.

GEVAUDAN M.-A., 1959. Mégasporogenèse et différenciation du sac embryonnaire chez *Linum usitatissimum* L. *Rev. Gen. Bot.*, **66**, 53-76.

GRILLOT G., CLAVIER C., 1951. L'amélioration du Lin au Maroc et ses difficultés. *70e Congrès de l'A.F.A.S*, Tunis, 4.

HARTE C., 1961. Untersuchungen über die Gonenkonkurrenz bei *Oenothera* unter Verwendung der Testloci *fr*, *s* und *de*. *Z. Vererb Lehre*, **92**, 142-164.

KACZMAREK A., 1962. Étude des antigènes des érythrocytes chez les porcs de Zlotniki et essai d'élucidation de leur transmission héréditaire. *Rocz. Nauk. roln.*, **79**, 375-391.

KAICHIRO YASSAGISAWA, DUNN L. C., BENNETT D., 1961. On the mechanism of abnormal transmission ratios at T locus in the house mouse. *Genetics*, **46**, 1635-1644.

KAPPERT H., 1935. Über den Rezessivenausfall in den Kreuzungen gewissen blau und weissblühenden Leinsippen. *Z. VererbLehere*, **70**, 73-95.

KEEP E., 1968. Incompatibility in *Rubus* with special reference to *R. idaeus* L. *Can. J. Genet. Cytol.*, **10**, 253-262.

LA CHANCE L. E., RIEMANN J. G., HOPKINS, 1964. A reciprocal translocation in *Cochliomyia hominivorax* (*Diptera: Calliphoridae*). Genetic and cytological evidence for preferential segregation in males. *Genetics*, **49**, 959-972.

LACZYNSKA HULEWICZ T., MACKIEWICZ T., 1963. Pollenfertilität und Pollenschlauchwachstum bei di- und tetraploidem Rotklee. *Der Züchter*, **33**, 11-17.

LENOBLE M., 1967. Évolution théorique au cours des générations de multiplication des fréquences géniques de l'auto-incompatibilité. Conséquences possibles sur les valeurs moyennes de ces générations. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 267-275.

LENOBLE M., 1969. Description of an effect of the « linkat » of the self-incompatibility gene on a quantitative characters in the case of White Clover. *Fifth Congr. Eur. Assoc. for Res. on Plant. Breed., Eucarpia*; éd. Chisci, Haussmann. Milano, 384-390.

LEWIS D., 1954. Comparative Incompatibility in Angiosperms and Fungi. *Adv. in Genet.*, **6**, 235-283.

LEWIS D., 1960. Genetic control of specificity and activity of the S antigen implants. *Proc. Royal Soc. Séries B*, **151**, 468-477.

LUNDQVIST A. 1965. The Genetics of Incompatibility. *Genetics Today*, **3**, 637-647. *11e Intern. Congr Genet.*, La Haye, 1963.

LYON M. F., PHILLIPS R. J. S., 1959. Crossing-over in mice heterozygous for *t* -allèles. *Heredity*, **13**, 23-32.

MÉRAT P., 1961. Possibilités autres que la sélection zygotique pour expliquer la non fixation des gènes dans les lignées consanguines animales. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **1**, 407-419.

MÉRAT P., 1962. Ségrégations anormales pour les allèles « crête simple » et « crête en rose » chez la poule. I. Croisement mâle R*e* × femelle R*r*. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **2**, 109-117.

MÉRAT P., 1963. Ségrégations anormales pour les allèles « crête simple » et « crête en rose » chez la poule. III. Croisement mâle R*r* × femelle R*r*. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **3**, 125-131.

MÉRAT P., 1966. Irrégularités des proportions mendéliennes au locus W/*w* chez la Poule domestique. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **6**, 249-254.

MÉRAT P., 1967 *a*. Contribution à l'étude de la « valeur sélective » associée à quelques gènes chez la Poule domestique. I. Différences quantitatives liées au génotype individuel. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **7**, 79-104.

MÉRAT P., 1967 *b*. Contribution à l'étude de la « valeur sélective » associée à quelques gènes chez la Poule domestique. II. « Effets naturels ». *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **7**, 183-203.

MÉRAT P., 1967 *c*. Contribution à l'étude de la valeur « sélective » associée à quelques gènes chez la Poule domestique. III. Interactions entre loci différents pour des caractères quantitatifs. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **7**, 323-330.

MÉRAT P., 1967 *d*. *Contribution à l'étude de la « valeur sélective » associée à quelques gènes chez la Poule domestique*. Thèse de Doctorat d'État ès sciences. Faculté des Sciences de l'Université de Paris. 246 pp.

MÉRAT P., 1970 *a*. Proportions mendéliennes anormales limitées à un sexe chez la Poule. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **2**, 2, 139-144.

MÉRAT P., 1970 *b*. Proportions mendéliennes anormales pour le gène « cou nu » chez la Poule domestique. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **2**, 2, 135-138.

MORICE J., 1960. Hérédité de la couleur des fleurs chez le Colza, *Brassica napus* L. var. *oleifera* METZGER. *Ann. Amélior. Plantes*, **10**, 155-168.

PANDEY K. K., 1959. Mutations of the self-incompatibility gene (S) and pseudo-compatibility in Angiosperms. *Lloydia*, **22**, 222-234.

PAQUET J., 1956. Interaction de la coloration du tégument et de la texture de l'albumen dans la détermination de l'intensité de la couleur du grain de blé. *Ann. Amélior. Plantes*, **6**, 27-57.

PERRAMON A., MÉRAT P., 1968. Étude génétique des groupes sanguins dans deux populations aviaires. I. Transmission héréditaire des facteurs antigéniques. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **8**, 485-500.

PLESSERS A. G., 1963. Haploids as a tool in flax breeding. *Cereal News*, **8**, 3-6.

PLONKA F., ANSELME C., 1956. *Les variétés de Lin et leurs principales maladies.* I. N. R. A., Paris, 179 p.

PLONKA F., 1968. Les disjonctions anormales chez le Lin cultivé, exemples de sélection gamétophytique. *Ann. Génét.*, **11**, 45-52.

PLONKA F., DUBOIS J., ARNOUX J., 1968. Les fécondations avec des mélanges de pollen comme moyen d'étude de la sélection gamétophytique dans les styles du Lin cultivé. *Ann. Amélior. Plantes* **18**, 261-273.

REED G. M., STANTON T. R., 1938. Inheritance of resistance to loose and covered smuts in Markton, oats hybrids. *J. Agric. Res.*, **56**, 159-176.

REIMANN-PHILIPP R., 1962. Untersuchungen über die Vererbung des grandiflora Merkmals bei *Petunia × hybrida* VILM. *Z. Pflanzenzücht.*, **48**, 142-176.

REIMANN-PHILIPP R., 1965. The application of incompatibility in Plant Breeding. *Genetics Today*, **3**, 649-656. *11e Intern. Congr. Genet.*, La Haye, 1963.

RENNER O., 1921. Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Oenotheren. *Z. Bot.*, **13**, 609-621.

SCHWEMMLE J., 1968. Selective fertilization in *Oenothera*. *Adv. Genet.*, **14**, 225-324.

TABATA M., 1961. Studies of a Gametophyte Factor in Barley. *Jap. J. Genet.*, **36**, 157-167.

TAMMES T., 1914. Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel. *Rec. Trav. Bot. Néerl.*, **11**, 54-69.

TUTIN T. G. *et al.* (ed.) 1968. *Flora Europaea*, vol 2, University Press., Cambridge.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (2), 221-233.

CULTURE *IN VITRO* DE TISSUS DE TRÈFLE BLANC (*TRIFOLIUM REPENS*); VARIABILITÉ DES PLANTES RÉGÉNÉRÉES

G. PELLETIER et ANNE PELLETIER

avec la collaboration technique de Mireille GRENÈCHE

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.
78 - Versailles

RÉSUMÉ

Une souche de tissus de trèfle blanc a été obtenue par culture *in vitro* de cotylédons. Elle présente un haut pouvoir de régénération. Les plantes entières issues de cette culture ont été observées pour leur nombre chromosomique et pour leurs caractères morphologiques. Les particularités de la souche *in vitro* et des plantes obtenues sont discutées.

Mots clés : *Trèfle blanc, régénération in vitro, variabilité chromosomique.*

I. — INTRODUCTION

Il existe au sein de toute culture de tissus végétaux une variabilité génétique (même lorsqu'il s'agit de clones cellulaires) (L. S. COOPER *et al.*, 1964 ; M.-D. SACRISTAN et A. LUTZ, 1970) à laquelle on peut s'attendre de la part de cellules qui ne se trouvent plus dans les conditions strictes qu'imposent la différenciation et la croissance d'un organisme. De plus, pour une plante, la variation à l'intérieur de celle-ci, qui peut s'installer au cours des mitoses successives, est soumise, pour les aberrations les plus importantes, aux cribles de la méiose et de la fécondation. On peut se demander alors si les plantes régénérées à partir d'une culture de tissus conservent une partie au moins de cette variabilité existant dans la population cellulaire *in vitro*. Plusieurs auteurs se sont déjà penchés sur ce problème : (R. K. IBRAHIM, 1969 ; M.-D. SACRISTAN et A. LUTZ, 1970.

Les résultats que nous rapportons ici concernent essentiellement des variations au niveau des nombres chromosomiques parmi la population des plantes régénérées. Il est plus que probable que d'autres variations plus fines, comme des mutations

géniques, des remaniements chromosomiques ou une sélection dans les populations d'organites cytoplasmiques, feraient l'objet d'études fructueuses. Le matériel que nous avons choisi se prête mal à ces dernières études, en raison d'une part de la taille de ses chromosomes, d'autre part de son système de reproduction (présence d'allèles d'incompatibilité auxquels restent liés de nombreux gènes) qui rend illusoire l'isogénie.

Les observations portent sur une souche jeune (deux ans). Il est possible que la variabilité qu'elle exprime évolue encore, soit spontanément, soit à la suite de différents traitements au cours de la culture.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

a. — *Le matériel végétal*

Il s'agit de semences de Trèfle blanc de la variété *S 100*.

Après stérilisation à l'alcool puis à l'hypochlorite de calcium (50 g/l pendant 30 mn), rinçage à l'eau stérile, les graines sont scarifiées, puis mises en germination.

b. — *Les milieux de culture* in vitro

1. Milieu A. Germination des graines.
 Solution de macroéléments de Knop.
 Solution de microéléments de Heller.
 Agar 5 g/l.
2. Milieu B. Initiation des cultures.
 Solution de macroéléments de Skoog.
 Solution de microéléments de Heller.
 Glucose 3 %.
 2,4-D $2\text{-}10^{-1}$ p.p.m.
 Kinétine 10^{-1} p.p.m.
 Mélange de vitamines du groupe B (Morel).
 Agar 5 g/l.
3. Milieu C. Entretien des cultures.
 C'est le milieu B où le 2,4-D est remplacé par de l'ANA à une concentration de 10^{-1} p.p.m.
 Une variante C' contient en plus du lait de coco à 10 p. 100.
4. Milieu D. Formation et croissance des racines.
 Il contient une solution de Skoog diluée de moitié, des microéléments de Heller,
 Glucose 10 p. 100
 Vitamines B
 ANA 10^{-2} p.p.m.

c. — *Les techniques cytologiques*

Des coupes ont été pratiquées dans les tissus cultivés *in vitro*. La technique de coloration est la suivante :

Fixation au Navachine 16 h ; lavage à l'eau 24 h ; déshydratation par l'alcool ; éclaircissage au toluène d'alcool ; inclusion dans la paraffine ; coupes au microtome de 7,5 μ d'épaisseur ; coloration safranine 1 p. 100 pendant 5 mn ; lavage ; passage à l'alcool ; coloration au bleu d'aniline 2 mn ; passage au toluène et alcool ; montage dans du baume du Canada.

Les nombres chromosomiques ont été observés sur des écrasements de méristèmes radiculaires colorés par la méthode de Feulgen.

III. — RÉSULTATS

A. — *Obtention de cals de Trèfle blanc morphogènes*

Les graines de la variété *S 100* ont été mises à germer sur le milieu A. Deux jours plus tard, les cotylédons qui commencaient à s'épanouir ont été prélevés et mis en culture sur le milieu B. La plupart d'entre eux ont donné des cals qui ont été repiqués une première fois sur le même milieu après six semaines. Au second repiquage, six semaines plus tard, nous avons utilisé le milieu C′. Sur ce milieu, un tube de culture sur les quatre tubes provenant du cotylédon 126 a montré un début d'organisation. Après un autre passage sur le même milieu il a été possible d'en extraire une plantule. Cette souche *Tr 1* a alors été multipliée sur les milieux C et C′ alternativement (le lait de coco donnant un regain de vigueur).

Depuis, à chaque repiquage, un certain nombre de plantules ont été extraites, la plupart d'entre elles ayant un système radiculaire. Ces plantules ont été placées sur le milieu D pour activer la rhizogenèse. Les plantes ont ensuite été cultivées en serre.

B. — *Description de la souche morphogène*

1. *Aspect morphologique* in vitro *de la souche* Tr 1.

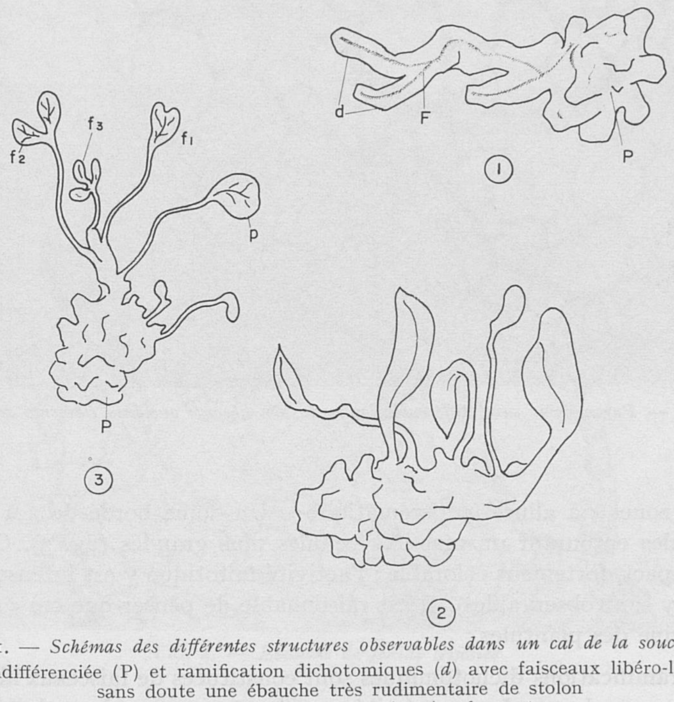


FIG. 1. — *Schémas des différentes structures observables dans un cal de la souche* Tr_1
1. Zone indifférenciée (P) et ramification dichotomiques (*d*) avec faisceaux libéro-ligneux (F), sans doute une ébauche très rudimentaire de stolon
2. Formes plus évoluées mais très aberrantes
3. Préfeuille avec début de formation de plantule.
Les premières feuilles ne sont pas toujours complètes comme l'indique ce schéma

Dans un cal coexistent différentes structures dont l'organisation est plus ou moins poussée. On y trouve des massifs indifférenciés, des « structures » à ramifications dichotomiques, des ébauches de plantes le plus souvent avortées (formes aberrantes), des plantules (voir fig. 1).

L'apparition de ces plantules viables se caractérise d'abord par la réalisation complète d'une préfeuille unifoliée. A partir du point d'attache de celle-ci, d'autres feuilles, trifoliées, s'organisent. La rhizogenèse est plus tardive. En moyenne, elle ne s'observe qu'au stade 3 à 4 feuilles trifoliées.

2. *Étude anatomique.*

Les coupes pratiquées dans le cal confirment sa complexité. Il se compose :

— d'un parenchyme indifférencié à cellules de taille variable, disposées sans ordre. Par place on observe des éléments de soutien ligneux (fig. 2) ;

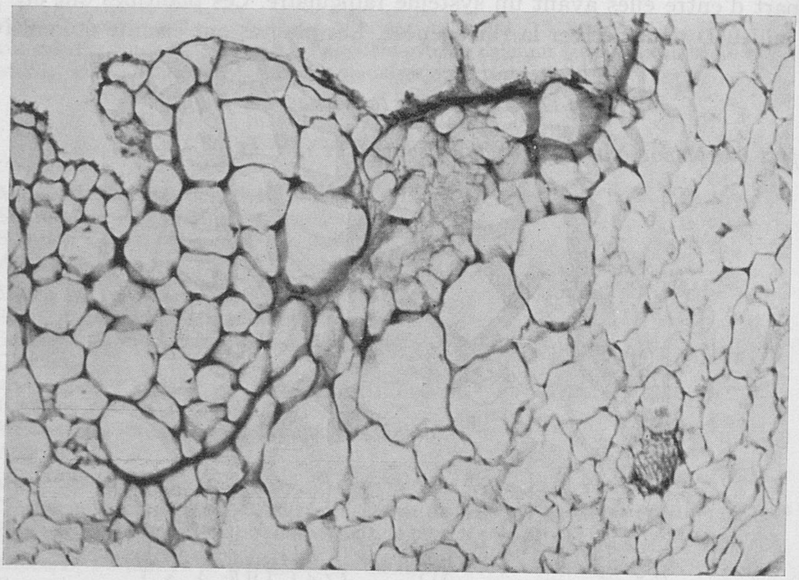


FIG. 2. — *Parenchyme sans différenciation nette. On observe quelques éléments de soutien*

— des zones « à allure méristématique ». Un dôme bordé de 2 à 3 assises de petites cellules entourant un massif à cellules plus grandes (fig. 3). Cet ensemble est très compact, fortement colorable ; l'activité mitotique y est intense (des figures de division y sont observables). Il est raisonnable de penser que ces « méristèmes » sont à l'origine des plantules ;

— les ramifications dichotomiques sont constituées de faisceaux libéro-ligneux, entourés de parenchyme. Les extrémités montrent une grande activité mitotique ;

— des ébauches de feuilles (fig. 4).

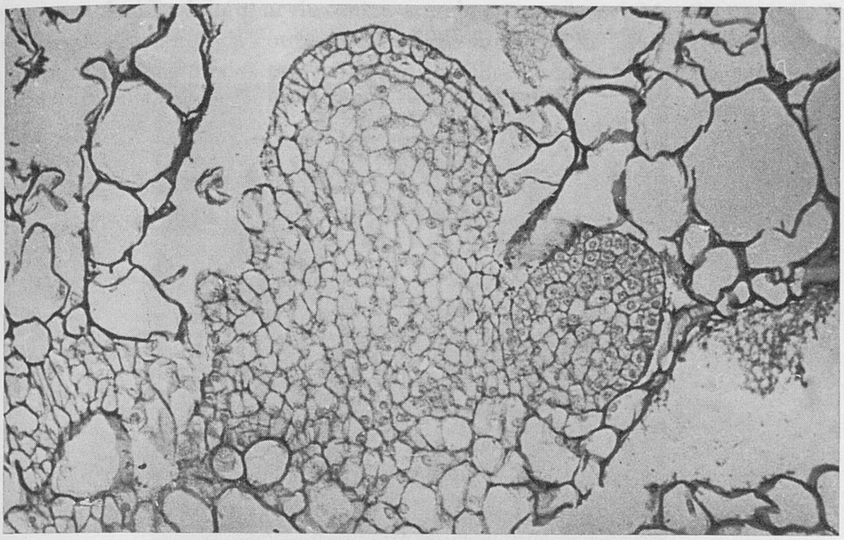


FIG. 3. — *Zone à aspect méristématique au sein des tissus indifférenciés*

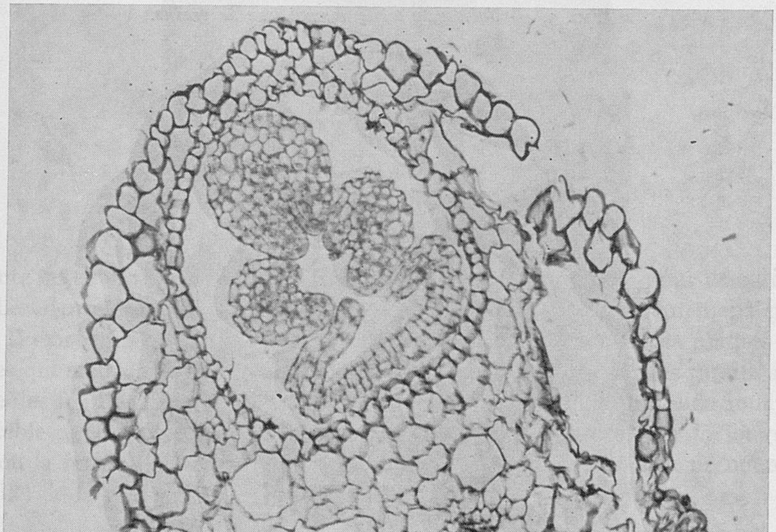


FIG. 4. — *Ébauche de feuille trifoliée*

C. — *Variabilité des plantes obtenues*

Environ 70 plantes ont été extraites de la souche pendant deux années de culture de celle-ci. Pour 42 d'entre elles, nous avons observé les nombres chromosomiques.

1. *La variabilité morphologique des plantes obtenues.*

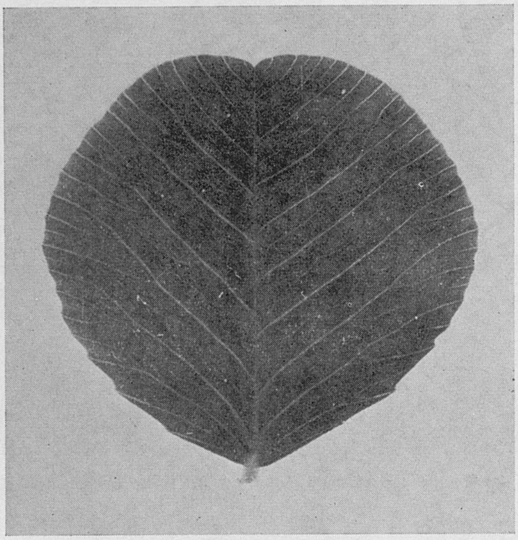


FIG. 5. — *Foliole du trèfle normal issu de graine.*

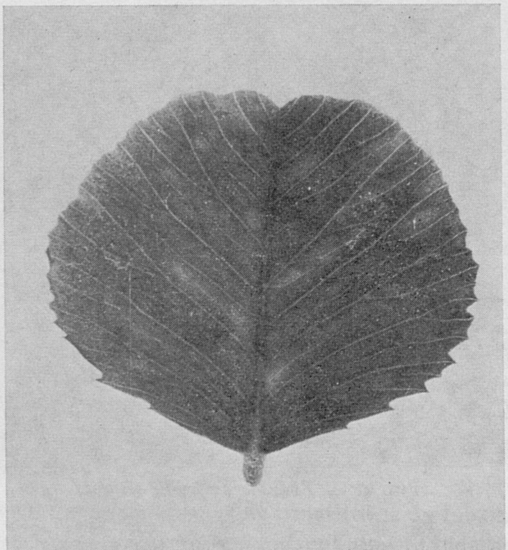


FIG. 6. — *Foliole des plantes tétraploïdes*

Elle porte principalement sur la forme des feuilles : les folioles peuvent être plus ou moins dentées, l'angle des nervures par rapport à l'axe de la foliole plus ou moins grand, donnant un limbe plus arrondi ou plus allongé que le témoin (fig. 5, 6 et 7). Certaines plantes ont des pétioles plus gros et des feuilles plus raides que les plantes normales. La longueur des entre-nœuds est aussi variable. On peut distinguer des plantes à entre-nœuds courts, de 10 à 20 mm, d'autres à entre-nœuds longs de 25 à 35 mm. Il s'ensuit des ports de plantes buissonnants (fig. 9) ou rampants.

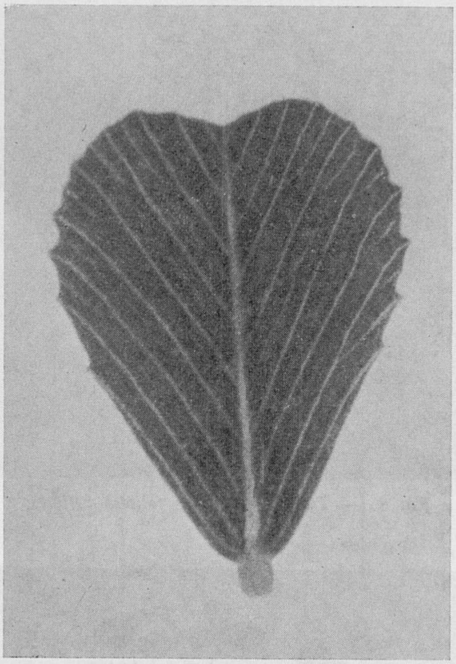


FIG. 7. — *Type de foliole très allongée*

Toute cette variabilité peut s'observer dans la nature, sauf pour certains types de feuilles dentelées très aberrantes dont les folioles sont extrêmement pétiolées (fig. 8). Il existe un caractère nouveau qui est commun à toutes les plantes : même sur celles qui sont en pot depuis plus de 18 mois, on observe sur les ramifications, à l'aisselle des feuilles normales ou bien à leur place, une feuille unifoliée dont l'aspect est variable avec les plantes et parfois sur une même plante, par la longueur du pétiole ou la forme du limbe. Cette feuille unifoliée fait penser à la première feuille (préfeuille) de la plantule normale (fig. 9).

2. *Variabilité chromosomique.*

Quarante-deux plantes ont été observées pour leur nombre chromosomique. Pour chaque plante, plusieurs racines ont été écrasées, et pour chacune d'entre elles, dans la mesure du possible, plusieurs plaques métaphasiques ont été dénombrées. Les résultats sont donnés dans le tableau 1.

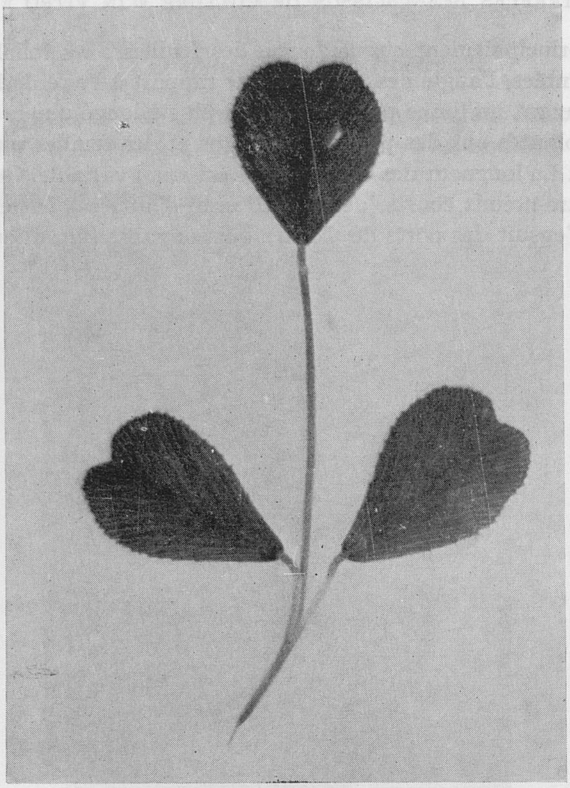


FIG 8. — *Type de feuille à folioles pétiolées*

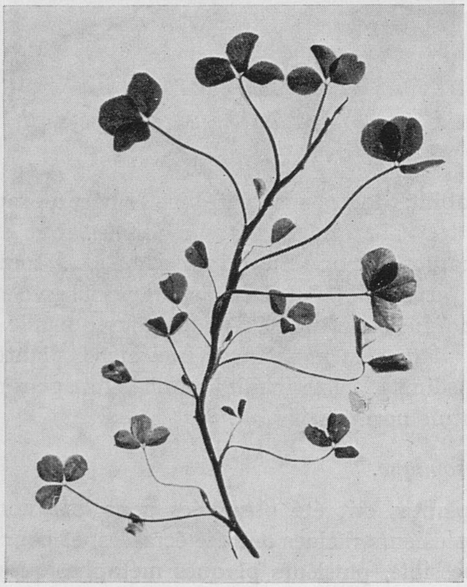


FIG. 9. — *Type de ramification avec feuilles unifoliées et entre-nœuds courts*

TABLEAU I

Tableau récapitulant les comptages chromosomiques pour les 42 plantes étudiées

Nº de la plante	Nombre de plaques					Nbre chromosomique dominant	Pureté minimum (P approx.)
	à 32	à 31	à 30	quasi-haploïdes	quasi-tétraploïdes		
1	0	4	0	0	0	31	0,47
2	0	5	0	0	0	31	0,54
3	0	7	0	0	1	31	0,60
4	9	0	0	0	0	32	0,72
5	0	0	0	0	6	62	0,61
6	0	4	0	0	0	31	0,47
7	5	0	0	0	0	32	0,54
8	15	0	1	0	0	32	0,82
9	0	0	0	0	9	62	0,72
10	0	4	0	0	0	31	0,47
11	0	5	0	0	0	31	0,54
12	0	3	0	0	1	31	0,32
13	0	5	0	0	0	31	0,54
14	7	0	0	0	0	32	0,65
15	0	0	10	0	0	30	0,75
16	0	4	0	0	0	31	0,47
17	0	5	0	0	0	31	0,54
18	0	4	0	0	0	31	0,47
19	0	6	0	0	1	31	0,61
20	0	7	3	0	0	31	0,42
21	0	5	0	0	0	31	0,54
22	0	5	0	0	0	31	0,54
31	0	14	0	0	2	31	0,65
32	0	6	0	0	1	31	0,55
33	0	6	0	0	0	31	0,61
34	0	0	14	1	3	30	0,57
35	0	18	0	0	2	31	0,73
38	0	0	6	0	0	30	0,61
39	3	7	5	1	0	31	0,20
40	0	6	0	3	0	31	0,35
41	1	8	0	0	0	31	0,63
42	0	8	0	0	1	31	0,63
43	0	0	14	2	3	30	0,53
44	1	10	0	2	2	31	0,41
45	0	12	0	0	0	31	0,78
46	0	9	0	0	2	31	0,56
47	0	8	0	0	1	31	0,63
48	0	12	0	0	1	31	0,72
50	0	9	0	0	4	31	0,43
51	0	10	0	0	0	31	0,75
52	0	10	0	1	1	31	0,57
56	0	7	0	0	1	31	0,64
	41	233	53	10	42		

La population de plantes se répartit comme suit par rapport au nombre chromosomique dominant :

32 : 4 plantes
31 : 32 —
30 : 4 —
62 : 2 —

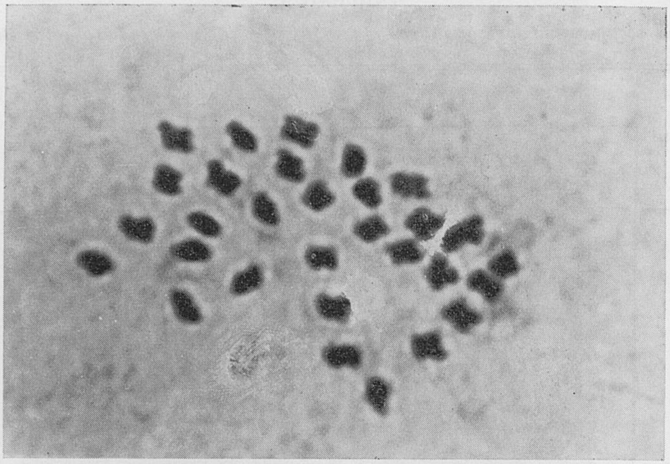


FIG. 10. — *Cellule à 30 chromosomes*

Le trèfle blanc possède normalement 32 chromosomes.

Dans la plupart d'entre elles, on trouve certaines variations (indiquées dans le tableau). Ces variations sont de deux ordres : une microvariation autour du nombre de base, par exemple pour la plante n° 20 où coexistent des cellules à 30 et à 31 chromosomes, et une macrovariation, qui fait intervenir des phénomènes d'endomitose qui conduisent au doublement du stock chromosomique (par exemple les plantes n° 12, 19, 43...) ou des phénomènes de réduction mitotique qui donnent des cellules ayant un nombre haploïde ou quasi haploïde de chromosomes (par exemple les plantes n° 40, 43, 52...).

D. — *Discussion des résultats*

1. *Les facteurs de la morphogenèse dans la souche* Tr 1.

A l'examen de la figure 11, il est difficile de soutenir l'idée que les variations de milieu subies au début de la culture ont induit la morphogenèse. En effet, un seul tube de culture a manifesté ce phénomène pour le cotylédon n° 126, et seul ce cotylédon a donné une telle souche.

On peut dire que les milieux C′ et C conservent cette propriété d'organogenèse. Elle peut être perdue par culture sur un milieu contenant 1 p.p.m. de 2,4 -D. Il est encore trop tôt pour savoir si cette perte est irréversible. En fait il est plus que probable que certaines cellules du cotylédon 126 qui avaient conservé « une mémoire méristématique » se sont révélées sur le milieu qui permet d'entretenir la souche *Tr 1*.

2. *Relations entre le nombre chromosomique et le phénotype des plantes.*

Bien que le nombre chromosomique de toutes les plantes n'ait pas encore été observé, il est possible de relier aux génotypes à 31 chromosomes (ou 30) les types de plantes à entre-nœuds courts, à port plus buissonnant que rampant. Les plantes à 62 chromosomes sont facilement reconnaissables par leurs folioles plus rondes, leurs pétioles et stolons plus gros, l'ensemble de la plante étant très raide au toucher.

La présence de feuilles unifoliées est un caractère très constant qui est indépendant du nombre chromosomique. La persistance de cette anomalie après 18 mois de culture en pot et de multiplication végétative (bien qu'on observe parfois une faible dilution de ce caractère) indique que son support matériel se reproduit.

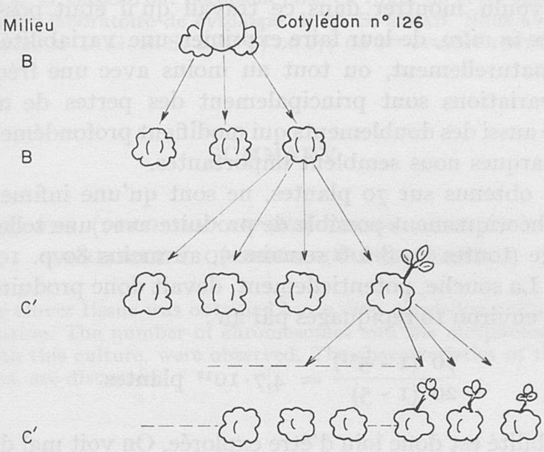


FIG. 11. — *Schéma d'obtention de la souche Tr_1*

Le tableau 1 montre que les plantes sont très souvent des chimères. Il existe cependant un nombre dominant pour la plupart d'entre elles, la proportion des plaques métaphasiques ayant ce nombre pouvant donner une estimation du degré de pureté minimum de la plante (nombre P). Il faut remarquer que les proportions des plantes à 62 chromosomes (5 p. 100) ou à 30 et 32 chromosomes (10 p. 100 et 10 p. 100) sont peu différentes des proportions de cellules à 62, 30, 32 trouvées dans l'ensemble des plantes. Ces observations pourraient s'expliquer *a priori* de deux façons différentes : ou bien il existe dans la souche *in vitro* une hétérogénéité, dont chaque plante est le reflet du fait de la multiplication en lignées indépendantes de chaque type de cellules, pour la construction de cette plante ; ou bien, chaque plante est issue d'un seul type de cellules, en nombre très restreint (peut-être une seule cellule au départ) mais conserve l'instabilité chromosomique de la souche *in vitro* ; la première hypothèse suffirait à expliquer l'existence des plantes pures ou quasiment pures, par exemple les plantes n° 9, 15, 85 51 ; il n'a pas été possible d'obtenir assez de métaphases suffisamment sûres (60) pour avoir une sécurité de pureté de 95 p. 100. Une grande majorité de plantes à 31 chromosomes, peut s'expliquer par un effet de dérive génétique dû au fait que la plus grande partie de la souche doit être éliminée à chaque repiquage. On aurait sélectionné un « clone » à 31 chromosomes. Cela est confirmé par la présence de polyploïdes à 62 chromosomes et non 68 qui est le nombre tétraploïde normal. Il est difficile de savoir en fait si cette perte est en relation avec le pouvoir de morphogenèse. Des explants de plantes à 31 chromosomes donnent des cals amorphes si on les met en culture. Rien ne confirme donc cette hypothèse

IV. — CONCLUSION

Nous avons voulu montrer dans ce travail qu'il était possible en cultivant des tissus végétaux *in vitro*, de leur faire exprimer une variabilité potentielle qu'ils n'expriment pas naturellement, ou tout au moins avec une fréquence infiniment plus faible. Ces variations sont principalement des pertes de matériel génétique bien qu'on observe aussi des doublements qui modifient profondément le phénotype.

Plusieurs remarques nous semblent importantes.

Ces résultats, obtenus sur 70 plantes, ne sont qu'une infime partie des résultats qu'il eût été théoriquement possible de produire avec une telle souche. En effet, à chaque repiquage (toutes les 8 à 6 semaines), au moins 80 p. 100 de la souche se trouvent éliminés. La souche, potentiellement, devait donc produire en 2 ans de culture, en comptant environ 10 repiquages par an :

$$\frac{70\ (1 - 5^{21})}{20\ (1 - 5)} = 4{,}7 \cdot 10^{12} \text{ plantes}$$

La source de variabilité est donc loin d'être explorée. On voit mal d'ailleurs comment obtenir un bon échantillonnage.

D'autre part, nous nous sommes gardés de contraindre par une méthode ou une autre cette souche à bourgeonner. Il est très concevable que les structures génétiques les plus aberrantes s'en trouvent très fortement contre-sélectionnées.

Enfin, nous n'avons pas agi sur cette souche pour provoquer d'autres variations que celles qui s'y produisent spontanément ni pour favoriser certaines d'entre elles. On peut penser en particulier à des substances agissant sur le déroulement de la mitose : colchicine, PFP. (P. Lhoas, 1961) à certaines hormones ou substances de croissance qui favorisent la polyploïdie (J. G. Torrey, 1965 ; Mattyse et Torrey, 1967 et 1969), ou à des agents tels que les rayonnements qui provoquent des cassures et des remaniements chromosomiques. Dans les études ultérieures nous nous proposons d'approfondir un point particulier : comment augmenter la fréquence des macrovariations observées ici assez rarement, principalement l'haploïdisation.

Du point de vue de la sélection, que peut-on attendre de telles études ?

Nous avons obtenu des aneuploïdes. On connaît leur intérêt pour la localisation des gènes. Les phénomènes de polyploïdisation peuvent avoir un intérêt pratique dans les cas où les techniques classiques (colchicine) s'avèrent inefficaces. Il ne faut cependant pas sous-estimer la lourdeur d'une telle méthode (J.-P. Nitsch *et al.*, 1969).

L'intérêt le plus grand pour l'amélioration des plantes résiderait sans doute dans l'utilisation de la culture de tissus comme révélateur et comme crible de variabilité. Mais cette variabilité est-elle utilisable directement ? Il nous semble qu'il est trop tôt pour répondre.

Reçu pour publication en décembre 1970.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements à M. Y. Demarly pour la direction scientifique de ce travail. Les conseils de M. G. Morel ont permis la mise en route de cette étude. La partie cytologique a été effectuée au laboratoire de cytologie de M. S. Essad. Nous avons bénéficié d'autre part d'un contrat avec la D. G. R. S. T. nº 67 00 877 du 1er octobre 1967 au 31 décembre 1969.

SUMMARY

WHITE CLOVER (*TRIFOLIUM REPENS*) TISSUE CULTURE *IN VITRO*; VARIABILITY OF REGENERATED PLANTS

A stock of white clover tissue was obtained by *in vitro* cotyledon culture. It showed a great capacity for regeneration. The number of chromosomes and the morphological character of the whole plants, got from this culture, were observed. The characteristics of the *in vitro* strain and of the plants obtained, are discussed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Cooper L. S. *et al.*, 1964. Chromosome numbers in single cell clones of Tobacco Tissue. *Amer. J. Bot.*, **51**, nº 3, 284-290.

Ibrahaim R. K., 1969. Normal and abnormal plants from carrot root tissue cultures. *Canad. J. Bot.* **47**, 5, 825-826.

Lhoas P., 1961. Mitotic haploidization by treatment of *Aspergillus niger* diploids with *p*-fluorophenylalanine. *Nature*, **190**, p. 744.

Sacristan M.-D., Lutz A., 1970. Étude du nombre chromosomique sur des plantes de Tabac d'origine unicellulaire. *C. R. Acad. Sci.*, Sér. D, **270**, 10, 1334-1336.

Mattysse A. G., Torrey J. G., 1967. Nutritional requirements for polyploid mitoses in cultured Pea root segments. *Physiol. Plant.* **20**, 661-672.

Torrey J. G., 1965. Cytological evidence of Cell selection by plant tissue culture media. *Intern. Confer. on plant tissue Culture*, Berkeley (Calif.), May 1963, 473-484.

Mattyse A. G., Torrey J. G., 1969. Factors limiting the stimulation of polyploid mitoses in intact pea roots and excised root segments. *Bot. Gaz.*, **130**, 1, 62-69.

Nitsch J.-P., Nitsch C., Hamon S., 1969. Production de *Nicotiana* diploïdes à partir de cals haploïdes cultivés *in vitro*. *C. R. Acad. Sci.*, Sér. D, **269**, 1275-1277.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (2), 235.

CHRONIQUE DES LIVRES

ROUBINE (B. A.) (ed.). — PHYSIOLOGIE DES PLANTES AGRICOLES. IX. — PHYSIOLOGIE DE LA VIGNE ET DU THÉ. — Édition de l'Université de Moscou, 1970.

Cet ouvrage, écrit en langue russe, comporte 450 pages consacrées à la physiologie de la vigne et rédigées pour deux tiers par le professeur STOEV, Secrétaire scientifique général de l'Académie des Sciences agricoles de Bulgarie et pour un tiers par un groupe de spécialistes d'U. R. S. S.

Dans une première série de chapitres, les auteurs analysent l'ensemble des phénomènes de croissance et de développement ainsi que les modalités de fonctionnement des différents types d'organes : systèmes radiculaires, pousses végétatives, feuilles, bourgeons, fleurs et fruits. Les données rassemblées concernent, à la fois des aspects morphologiques (disposition et poids des divers types de racines en fonction de la profondeur dans différents types de sols, par exemple) et des aspects biochimiques (métabolisme dans les sarments, dans les feuilles, etc.).

Un deuxième groupe de chapitres est consacré, d'une part à la physiologie de la multiplication sexuée comportant l'étude très détaillée de la physiologie des pépins et d'autre part, à la physiologie de la multiplication végétative.

Un troisième groupe de chapitres envisage, dans le cas particulier de la vigne, les grands mécanismes physiologiques. C'est ainsi que la photosynthèse est étudiée en détail, compte tenu, notamment, du rôle des facteurs écologiques et culturaux. La respiration des divers types d'organes est aussi discutée longuement. Enfin, deux importants chapitres sont consacrés, l'un à l'alimentation hydrique de la vigne, l'autre à sa nutrition minérale. Ce dernier fournit notamment, les indications relatives à la cinétique de l'absorption des principaux éléments minéraux en fonction du temps.

La quatrième partie de l'ouvrage est relative à la physiologie de la résistance de la vigne aux différents types d'adversités, froid, sécheresse, sels minéraux, maladies et parasites. Dans chaque cas, l'influence des techniques culturales est longuement discutée.

Orienté essentiellement vers l'enseignement supérieur et la recherche fondamentale ou appliquée, cet ouvrage présente un intérêt exceptionnel à la fois par le nombre des résulrats expérimentaux rassemblés et par l'importance des thèmes généraux qui sont discutés.

J. N.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera *: — le titre du mémoire* : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* (150 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion* ; f) *résumé* en anglais ou destiné à être traduit comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons...; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autre que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 05, *soit* × 0,25.

Il est rappelé, que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront une épreuve à corriger.

Envoi du manuscrit : M. MAYER. Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Le Directeur de la publication: M.-L. Cagnac

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 6-1971

Dépôt légal: 2e trimestre 1971. No d'impression: 608.

annales de l'amélioration des plantes

Trimestriel

1971

Vol. 21. N° 3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (3), 243-249.

ACTION DU QUINTOZÈNE [1] SUR LE SCLÉROTINIA DU TRÈFLE VIOLET ET COMPORTEMENT DE DIVERS CULTIVARS VIS-A-VIS DU PARASITE [2]

Y. BOUCHET et G. PICQ

Station nationale d'Essais de Semences, I. N. R. A., Groupe des Laboratoires et Services de La Minière, 78 - Versailles

RÉSUMÉ

L'essai, réalisé dans le but principal de protéger les pépinières de contrôle variétal de Trèfle violet contre le Sclérotinia, a aussi permis de juger le comportement envers le parasite des divers cultivars présents.

Le Quintozène, appliqué sur les plantes à différentes doses et à plusieurs époques de l'année, a eu un effet très significatif sur le Sclérotinia, mais n'a toutefois jamais permis d'enrayer totalement l'attaque. L'objectif fixé, qui était de maintenir en vie au moins 90 p. 100 des individus de l'effectif de départ, n'a pas été atteint et il semble bien que cela soit pratiquement impossible avec ce produit tout au moins en applications localisées.

Les différences variétales de comportement à l'égard du parasite se sont en revanche avérées très importantes. Elles permettent de classer les cultivars dans l'ordre de sensibilité croissante suivant : *Kuhn, Tetri, Violetta, Alpilles* et *Triel, Levezou.*

L'analyse statistique a d'autre part révélé une interaction « variétés-traitements » significative; cette interaction pourrait résulter de l'irrégularité de l'attaque du parasite liée aux conditions d'infection naturelle. Il ne sera donc possible de conclure à ce sujet qu'après avoir expérimenté en conditions d'infection contrôlée.

Mots clés : PNCB, *Trèfle violet, Sclerotinia*

[1] Pentachloronitrobenzène.
[2] Travail réalisé à la demande de M. LEMASSON pour le compte du Service officiel de Contrôle et de Certification (S. O. C.) du Groupement national interprofessionnel des Semences (G. N. I. S.).

INTRODUCTION

Sclerotinia trifoliorum Erikss. provoque chaque année des dégâts importants dans les pépinières de contrôle variétal de Trèfle violet, *Trifolium pratense* L. La maladie se développe dès l'année d'implantation à partir des sclérotes présents dans le sol ; elle se propage d'août à novembre, lorsque le temps est suffisamment doux et humide, d'abord par les ascospores disséminées par le vent, puis de plante à plante par le développement mycélien. L'évolution de la maladie, stoppée pendant l'hiver, reprend au début du printemps (essentiellement sous sa forme mycélienne). Dès le mois d'avril, les plantes malades présentent un aspect en crosse caractéristique et dans le courant de mai, on observe des sclérotes assez nombreux dans la base des tiges des individus morts. Les dégâts atteignent fréquemment un tel degré de gravité qu'ils interdisent tout jugement valable des échantillons sur le plan de l'identité et de la pureté variétales et il a paru indispensable de rechercher les possibilités de lutte contre ce parasite.

Les précautions habituelles concernant les précédents culturaux se sont en général avérées insuffisantes ; des attaques importantes ont été observées sur des pépinières de Trèfle violet implantées dans des parcelles n'ayant pas porté de cultures favorables au développement du Sclérotinia depuis plus de six ans. Une étude bibliographique des produits susceptibles d'enrayer les attaques du parasite nous a conduit à porter notre choix sur le quintozène qui paraissait le plus efficace dans ce domaine.

L'expérimentation a été réalisée sur six cultivars différents, choisis parmi les plus importants ou les plus représentatifs afin de juger simultanément les éventuelles différences variétales de comportement vis-à-vis du produit et vis-à-vis du parasite.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

1. — *Cultivars : Alpilles, Kuhn, Levezou, Triel, Tetri, Violetta*

Les semences utilisées provenaient de lots de « semences de base » certifiées par le Service officiel de Contrôle et de Certification.

2. — *Produit commercial utilisé*

Il contenait 50 p. 100 de quintozène [1] en poudre mouillable.

3. — *Dispositif*

Split-plot à 4 répétitions, les traitements constituent le « facteur principal » et les variétés le « facteur secondaire ». Chaque parcelle élémentaire comportait 3 lignes de 10 plantes espacées de 0,50 m les unes des autres dans les deux sens.

Le repiquage des plantules, élevées en pots biodégradables, a été réalisé le 19 juin 1969 dans une parcelle ayant porté en 1967 des trèfles violets fortement attaqués.

[1] Pentachloronitrobenzène.

4. — *Conditions d'application du produit*

a) *Méthode.*

Les applications ont été effectuées par pulvérisation au niveau du collet, à raison de 40 ml par plante, afin de protéger ce dernier en empêchant le développement du mycélium à son niveau.

b) *Dates et doses.*

Les dates de traitement et les doses appliquées sont indiquées dans le tableau 1.

Elles avaient été prévues en fonction de la biologie du parasite, de la rémanence et de la phytotoxicité du produit déterminée sur jeunes plantules.

TABLEAU 1

Doses (en g m. a./plante) *appliquées aux différentes dates*

Nº de code	Date des traitements		
	18 août 1969	21 septembre 1969	10 avril 1970
0	0	0	0
1	0	1	0
2	0	1	1
3	0	1	0,5
4	0	0	2
5	0	2	0
6	0,5	0,5	0,5
7	0,5	0,5	0
8	0,5	1	0
9	0,5	2	0
10	1	0	0
11	1	2	0

La date de première application, 18 août, a été fixée approximativement au début de la formation des apothécies ; la deuxième application, 21 septembre, avait pour objet d'assurer une protection maxima en octobre tout en prolongeant cette dernière jusqu'en novembre (la rémanence du PCNB étant d'environ deux mois). La troisième application, prévue pour la fin de février, avait pour but d'enrayer la recrudescence de la maladie au début du printemps ; elle a dû être reportée au 10 avril en raison des mauvaises conditions climatiques.

La dose maximum, lors de la première application, a été fixée à la moitié de la limite de phytotoxicité afin de ne pas risquer d'accident compte tenu du fait que la température était alors beaucoup plus élevée que lors des essais préalables. Les autres doses ont été fixées, de part et d'autre de cette dernière, de manière à former une régression géométrique de raison 2 aboutissant à une dose normale d'application.

Les 12 combinaisons « date et dose » ont été retenues de manière à quadriller aussi logiquement et complètement que possible l'ensemble des 48 combinaisons réalisables.

5. — *Notations*

Les notations concernant la phytotoxicité du quintozène ont été réalisées, à l'issue de chaque traitement, selon une échelle arithmétique établie de la manière suivante :

0 : absence de symptômes
1 : rares brûlures des folioles
2 : léger flétrissement des folioles les plus jeunes
3 : flétrissement assez marqué sur la moitié de la plante
4 : flétrissement presque généralisé mais non mortel
5 : destruction de la plante

Les notations relatives au Sclérotinia ont été effectuées à la fin du mois de mai 1970, au terme de l'évolution des symptômes de la maladie. Tous les individus morts, porteurs de sclérotes, ont été considérés comme ayant été détruits par le parasite.

RÉSULTATS

I. — *Phytotoxicité*

— Les doses de 0,5 et 1 g de m. a. par plante (traitements 1, 2, 3, 6, 7, 8 et 10) n'ont eu aucun effet toxique apparent sur le Trèfle violet.

— La dose « 2 grammes » a entraîné un léger flétrissement du feuillage des plantes traitées, correspondant généralement à la note 2. Ce flétrissement, visible pendant plusieurs jours après la pulvérisation, ne semble pas avoir eu de répercussion sur le développement ultérieur des plantes.

Dans cet essai la phytotoxicité est apparue essentiellement conditionnée par la quantité de quintozène employée car elle s'est manifestée de la même manière sur toutes les variétés et pour toutes les dates d'application du traitement.

II. — *Action du quintozène sur le Sclérotinia et comportement des cultivars vis-à-vis du parasite*

L'analyse statistique, effectuée après transformation angulaire des pourcentages de plantes tuées par le Sclérotinia, a donné les résultats présentés dans le tableau ci-après.

TABLEAU 2

Source de la variation	Degré de liberté	Variance	F	Seuil de signification P = 0,01	Seuil de signification P = 0,05
I. — Facteur principal					
Traitements	11	413,35	3,11	2,86	2,10
Répétitions	3	611,19	4,60	4,46	2,90
Variance résiduelle	33	132,88			
II. — Facteur secondaire					
Variétés	5	10 237,48	237,09	3,11	2,26
Interaction variétés × traitements	55	65,51	1,52	1,69	1,42
Variance résiduelle	180	43,18			

Ce tableau met en évidence l'effet très significatif des différents facteurs principaux étudiés, le facteur « variétés » expliquant, à lui seul, la majeure partie de la variation.

— Le niveau de signification atteint par l'interaction variétés × traitements correspond essentiellement aux inversions de classement des variétés observées d'un

traitement à l'autre à l'intérieur des groupes *Triel-Alpilles* d'une part et *Violetta Tetri* d'autre part (fig. 1). Cette interaction provient peut-être de l'irrégularité de l'infection naturelle ; elle ne pourrait par conséquent faire l'objet d'une explication valable qu'après avoir été vérifiée à partir d'infections artificielles.

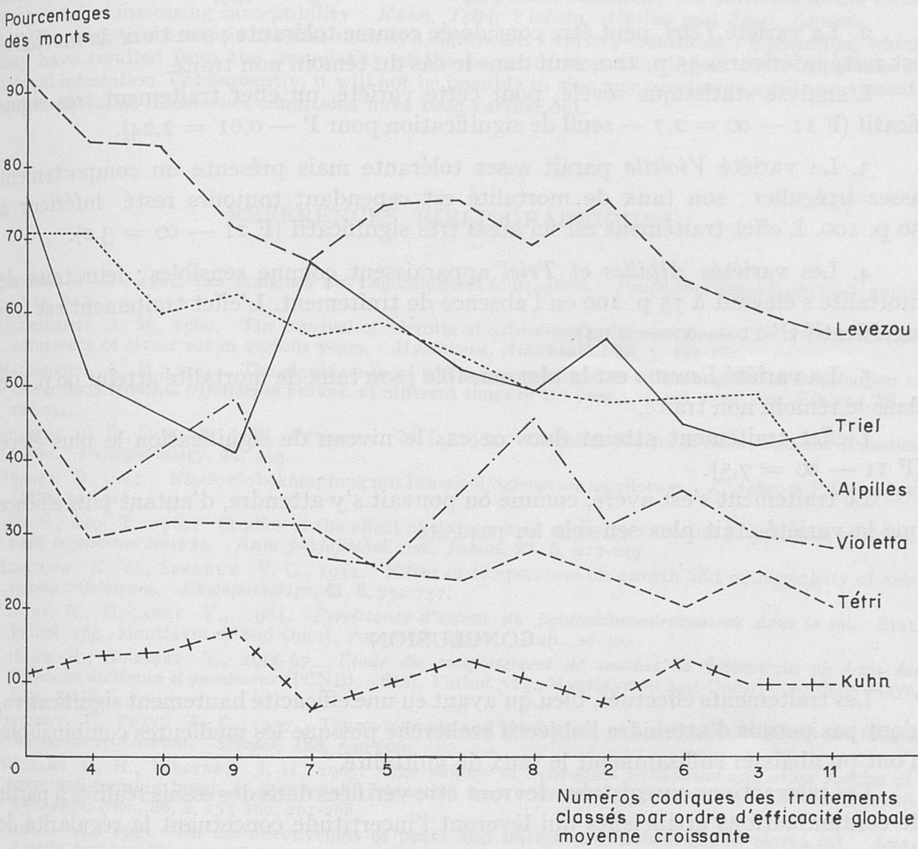


FIG. 1. — *Influence des différents traitements sur le taux de mortalité des variétés expérimentées*

— L'effet très significatif des traitements témoigne de l'action du quintozène sur le Sclérotinia du Trèfle violet déjà signalée par de nombreux auteurs. Cette action est cependant nettement insuffisante pour maintenir les effectifs à un niveau acceptable pour le contrôle variétal puisque dans le traitement le plus efficace (nº 11), la variété *Levezou* accuse encore une mortalité supérieure à 50 p. 100.

L'impossibilité d'obtenir une protection valable avec le quintozène en application localisée peut s'expliquer par l'action uniquement fongistatique et la rémanence trop courte de ce produit ; elle peut aussi s'expliquer par la progression du parasite à l'intérieur de la plante. Une protection efficace du collet ne pourrait donc être obtenue qu'à l'aide d'un produit pénétrant à l'intérieur de ce dernier.

— Le haut niveau de signification de l'effet « variétés » atteste des différences génétiques de comportement au Sclérotinia existant chez les trèfles violets. Malgré

les aléas de l'infection naturelle déjà cités, il est possible de classer, avec une précision satisfaisante, les six variétés de la manière suivante :

1. La variété *Kuhn* est très tolérante, son taux de mortalité n'a jamais dépassé 17,5 p. 100. Les traitements n'ont pas eu, sur cette variété, d'effets significatifs ($F_{11-\infty} = 0,7$) seuil de signification pour $P = 0,05 = 1,79$).

2. La variété *Tetri*, peut être considérée comme tolérante ; son taux de mortalité est resté inférieur à 35 p. 100, sauf dans le cas du témoin non traité.

L'analyse statistique révèle, pour cette variété, un effet traitement très significatif ($F_{11-\infty} = 2,7$ — seuil de signification pour $P - 0,01 = 2,24$).

3. La variété *Violetta* paraît assez tolérante mais présente un comportement assez irrégulier ; son taux de mortalité est cependant toujours resté inférieur à 50 p. 100. L'effet traitement est ici aussi très significatif ($F_{11-\infty} = 3,2$).

4. Les variétés *Alpilles* et *Triel* apparaissent comme sensibles ; leur taux de mortalité s'élevant à 75 p. 100 en l'absence de traitement. L'effet traitement est très significatif ($F_{11-\infty} = 2,94$).

5. La variété *Levezou* est la plus sensible ; son taux de mortalité atteint 90 p. 100 dans le témoin non traité.

L'effet traitement atteint dans ce cas le niveau de signification le plus élevé ($F_{11-\infty} = 7,5$).

Le traitement s'est avéré, comme on pouvait s'y attendre, d'autant plus efficace que la variété était plus sensible au parasite.

CONCLUSION

Les traitements effectués, bien qu'ayant eu une efficacité hautement significative, n'ont pas permis d'atteindre l'objectif recherché puisque les meilleures combinaisons n'ont pu abaisser suffisamment le taux de mortalité.

Les interactions enregistrées devront être vérifiées dans des essais réalisés à partir de contaminations artificielles qui lèveront l'incertitude concernant la régularité de l'attaque du parasite.

L'infection naturelle, très forte, a toutefois permis de mettre en évidence des différences variétales importantes de sensibilité au Sclérotinia. Seules les variétés *Triel* et *Alpilles* ont présenté des comportements trop voisins en général pour pouvoir être différenciées avec certitude.

Reçu pour publication en avril 1971.

SUMMARY

ACTION OF QUINTOZENE ON THE SCLEROTINIA OF RED CLOVER :
BEHAVIOUR OF SEVERAL CULTIVARS WITH REGARD TO THE PARASITE

The test, carried out with the main objective of protecting the variety control nurseries of red clover against *Sclerotinia* has also permitted to evaluate the behaviour of various cultivars in relation to the parasite.

Quintozene, brought to the plants in different doses and several applications has had a very significant effect on *Sclerotinia* but, however, did not permit complete control of the disease.

The purpose of the experiment, which was to maintain at least 90 p. 100 of the individuals of the initial stock alive, was not reached and it seems likely that full control is practically impossible with this chemical, at least through localized applications.

The difference of behaviour between varieties in relation to the parasite turned out on the other hand, to be very important. These differences permit to classify the cultivars in the following order of increasing susceptibility : *Kühn, Tetri, Violetta, Alpilles* and *Triel, Levezou.*

The statistical analysis has also showed a significant « variety-treatment » interaction, which may have resulted from the irregularity of the parasite infestation linked with conditions of natural infestation. Consequently, it will not be possible to give any conclusion until experiments under controlled infestation conditions have been carried out.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

COURTILLOT M., 1961. Les maladies des Légumineuses fourragères. *Producteur agricole français*, suppl. n° 44, p. 7.

HALKILAHTI A. M., 1962. The survival of sclerotia of *Sclerotinia trifoliorum* ERIKSS. on the soil and the occurrence of clover rot in various years. *Maataloust, Aikakausk.*, **34**, 3, 154-161.

HALKILAHTI A. M., 1964. The significance of soil microorganisms as a limiting factor in infection of clover by *Sclerotinia trifoliorum* ERIKSS. at different times of the year. *J. sci. agric. Soc. Finland*, **36**, 4, 120-134.

HOUSTON B. R., OSWALD J. W., PETERSON M. L., 1964. Chemical control of Sclerotinia rot of Ladino clover. *Phytopathology*, **44**, 493.

HÜBNER R., 1962. Kleekrebsbekämpfung mit Brassicol/*Sclerotinia trifoliorum*. *Z. Acker-u. Pflanzenbau*, **114**, 3, 311-316.

IMAI S., ASO T., 1962. Studies of the effect of sulfuric acid upon the sclerotial germination of *Sclerotinia trifoliorum* ERIKSS. *Ann. phytopathol. Soc. Japan*, **27**, **5**, 223-229.

KREITLOW K. W., SPRAGUE V. G., 1951. Effect of temperature on growth and pathogenicity of *Sclerotinia trifoliorum*. *Phytopathology*, **41**, 8, 752-757.

LAFONT R., BUGARET Y., 1964. *Persistance d'action du pentachloronitrobenzène dans le sol.* Stat. Pathol. vég., Montfavet et Sud-Ouest, Pont-de-la-Maye. Rap., 28-30.

LAFONT R., BUGARET Y., 1966-67. *Étude du comportement de souches de* Sclerotinia *vis-à-vis des fongicides dichloran et quintozène* (PCNB). Stat. Pathol. vég., Montfavet et Sud-Ouest, Pont-de-la-Maye, Rap., 51-56.

SPROSTON T., PEASE E. C., 1957. Thermoperiods and production of apothecial initials in the fungus *Sclerotinia trifoliorum*. *Science*, **125**, 599-600.

WILLIAMS G. H., WESTERN J. H., 1965. The biology of *Sclerotinia trifoliorum* and other species of sclerotium-forming fungi. I. Apothecium formation from sclerotia. II. The survival of sclerotia in soil. *Ann. appl. Biol.*, **56**, **2**, 253-260, 261-268.

YLIMAKI A., 1955. On the effectiveness of penta and tetrachloronitrobenzene on clover rot. *Acta Agralia fennica*, **83**, 147-158.

YLIMAKI A., 1969. Fungicidal effects of some chemicals on *Sclerotinia trifoliorum* ERIKSS. *Maataloust. Aikakaushk.*, **41**, 4, 243-250.

ZOGG H., 1957. Versuche zur chemischen Bekämpfung des Kleekrebses (*Sclerotinia trifoliorum*). *Mitt. Scheiz. Landwirt*, **5**, 10, 165-172.

ZVARA J., 1965. The comparison of the varieties of the Czechoslovak assortment of red clover as to their disposition to the *Sclerotinia trifoliorum* ERIKSS. Sbor. Provozne. *Ekon Fak. Ceskych. Budejovicic, Polytematscka rada*, **3**, 5, 51-57.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (3), 251-225.

DEUX NOUVEAUX GÈNES DE RÉSISTANCE AU MILDIOU DU TOURNESOL

Felicity VEAR et P. LECLERCQ

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
63-Clermont-Ferrand

RÉSUMÉ

L'étude d'une source américaine de résistance au mildiou du Tournesol a permis de mettre en évidence 2 gènes dominants indépendants, H 1 et H 2 suffisant chacun à donner la résistance. Tous deux sont différents du gène PL déjà connu. Les 3 gènes sont indépendants du gène *ms* 1 de stérilité mâle ; H 1 et H 2 sont indépendants du gène *b* de ramification récessive. La présence de plusieurs gènes de résistance nous donne l'espoir de réduire notablement les pertes de rendement dues au mildiou du Tournesol.

Mots clés : *Mildiou du Tournesol, résistance aux maladies, Tournesol.*

INTRODUCTION

Le mildiou du Tournesol (*Plasmopara helianthi* NOV.) a été signalé en France pour la première fois en 1966. Depuis, il s'est largement répandu, causant, dans certains champs, plus de 70 p. 100 d'infection et des pertes de rendement atteignant 50 p. 100, à cause de la disparition de jeunes plantules et du développement réduit des plantes et des capitules atteints qui souvent ne portent pas de graines (LOUVET et KERMOAL, 1966).

La résistance génétique à cette maladie est nécessaire puisqu'on ne connaît pas de traitement chimique efficace, et que le seul moyen de lutte contre le parasite est un allongement de la durée entre cultures successives de Tournesol.

La recherche de la résistance a d'abord été entreprise à Clermont-Ferrand parmi des hybrides Topinambour-Tournesol (Y. CAUDERON, 1966 ; LECLERCQ *et al.*. 1970). Des lignées de Tournesol fixées pour cette résistance sont maintenant disponibles, mais les sources de résistance à l'intérieur de l'espèce *Helianthus annuus* paraissent plus facilement utilisables dans l'immédiat.

VRINCEANU et STOENESCU (1970) ont signalé l'existence d'un gène dominant (P L) déterminant la résistance de la lignée roumaine AD 66. Cette lignée a été étudiée à Clermont-Ferrand, en même temps que H*a* 61, une lignée donnée comme résistante (KINMAN, 1969), originaire des États-Unis.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La lignée H*a* 61, reçue des États-Unis, a été sélectionnée à partir d'une population canadienne par KINMAN (Crops Research Division, United States Department of Agriculture, College Station, Texas, U. S. A.).

La lignée AD 66, sélectionnée en Roumanie, également à partir d'une population d'origine canadienne, a été fournie par VRINCEANU (Station d'Amélioration des Plantes, Fundulea, Roumanie).

La méthode utilisée pour éprouver la résistance des plantules est inspirée de celle de PUSTOVOIT (1960) et PANTCHENKO (1965) et a été décrite en détail par LECLERCQ *et al.* (1970).

Cependant, il a été utile d'introduire quelques modifications. Les deux périodes de trempage des graines (après 24 et 48 heures de germination) dans une suspension de zoospores ont été réduites de 5 à 3 heures car on avait observé que le pourcentage de disparition des plantules, avant le stade d'observation du mildiou, augmentait avec le temps de trempage. Les suspensions sont obtenues à partir de zoosporanges, prélevés sur des cotylédons infectés à l'aide d'un fin jet d'eau. Pour permettre la germination des zoospores, on laisse les zoosporanges pendant 2 heures dans cette eau, puis on y trempe les graines pendant 3 heures. Après cette infection, on laisse se développer le mildiou pendant une période d'incubation de 2 semaines ; puis les plantules sont placées une nuit en atmosphère humide, ce qui fait apparaître les zoosporanges sur les cotylédons des plantes sensibles.

Pour assurer l'infection à 100 p. 100 du témoin sensible, il a été nécessaire de maintenir une température inférieure à 20°C aussi bien pendant l'infection que pendant l'incubation. Une température supérieure à 12°C a toujours permis un développement normal des plantules.

La castration manuelle étant difficile, nous avons utilisé dans toute la mesure du possible des plantes mâle-stériles à stérilité génique ou cytoplasmique (LECLERCQ, 1966, 1969). Quand les deux parents étaient fertiles, nous avons utilisé des gènes marqueurs, tels que le gène dominant T, qui confère la coloration anthocyanée du parent mâle, ou un gène récessif *b*, responsable de la ramification chez le parent femelle H*a* 61 (PUTT, 1964), de façon à vérifier que le croisement prévu avait effectivement eu lieu.

TABLEAU I

Disjonction de la réaction à Plasmopara *dans les croisements avec des lignées résistantes*

Croisement	Génération	Résistants	Sensibles	Total	Disjonction théorique	Probabilité	Nombre de gènes
	F_1	35	0	35			
♀ n° 5 × AD 66	F_2	174	54	228	3 : 1	> 0,05	1
	♀ n° 5 × F_1	28	25	53	1 : 1	> 0,05	1
	F_1	38	1	39			
♀ n° 10 × Ha 61	F_2	256	18	274	15 : 1	> 0,05	2
	♀ n° 10 × F_1	98	40	138	3 : 1	> 0,05	2
	F_1	26	0	26			
H*a* 61 × AD 66	♀ n° 10 × F_1	133	21	154	7 : 1	> 0,05	3

RÉSULTATS

Le nombre de gènes mis en jeu pour chaque source de résistance a été estimé à partir de la disjonction en F_2 de croisements entre les lignées résistantes autofécondées et chacun des 2 mâle-stériles géniques sensibles ♀ nº 5 et ♀ nº 10. Les résultats sont présentés dans le tableau 1.

L'unique plante sensible observée dans la F_1 du croisement ♀ nº 10 × H*a* 61 était presque certainement due à une impureté dans H*a* 61. Toutes les autres plantes étant résistantes, la résistance de H*a* 61 apparaît dominante, comme celle d'AD 66. Cependant, la F_2, issue seulement des plantes résistantes de la F_1, montre que H*a* 61 diffère de AD 66 par la présence de 2 gènes indépendants donnant chacun la résistance. Nous avons désigné ces 2 gènes par H 1 et H 2.

Pour voir si P L est identique à l'un des 2 gènes H 1 ou H 2, H*a* 61 a été croisé par AD 66, et la F_1 utilisée pour polliniser le parent femelle nº 10. Si P L est identique à H 1 ou à H 2, la F_1 doit être homozygote pour ce gène dominant et ne doit donner aucune disjonction après croisement par un sensible. Si les 3 gènes sont à des loci différents on doit obtenir une disjonction de 7 résistants : 1 sensible. Les résultats (tabl. 1) montrent que la 2ᵉ hypothèse est correcte et que H 1 et H 2 sont différents de P L.

Tout en confirmant la découverte par VRINCEANU d'un seul gène dominant dans AD 66, un croisement de cette lignée avec une lignée sensible anthocyanée a montré en F_2 (tabl. 2) l'absence de liaison entre le gène de résistance et le gène dominant T de pigmentation anthocyanique (T étant à 0,85 unités de recombinaison de M*s* 1, LECLERCQ, 1966).

TABLEAU 2

La ségrégation d'une F_2 pour le gène de résistance au mildiou, PL, et pour la production d'anthocyane

	Résistants	Sensibles	Total
Anthocyané	29	11	40
Non anthocyané	9	7	16
Total	38	18	56

Disjonction théorique 9 : 3 : 3 : 1 χ^2 (3 degrés de liberté) = 3,738 NS.

A partir du croisement ♀ nº 10 × H*a* 61, on a pu montrer qu'aucun des 2 gènes de résistance H 1 et H 2 n'est lié au gène *ms* 1 de stérilité mâle, ni au gène récessif « *b* » conférant la ramification. En effet, alors qu'on a considéré seulement les plantes résistantes de la F_2, les fréquences données par la disjonction de ces 2 gènes sont normales.

TABLEAU 3

La ségrégation de (♀ nº 10 × H*a* 61) F_2 *pour la stérilité mâle et la ramification* (plantes résistantes seulement)

	Fertiles	Stériles	Total
Non ramifiés	25	12	37
Ramifiés	10	5	15
Total	35	17	53

Disjonction théorique 9 : 3 : 3 : 1 χ^2 (3 degrés de liberté) = 2,07 NS.

DISCUSSION

Ainsi, il semble qu'il y ait au moins 3 couples de gènes indépendants, donnant tous l'immunité apparente au mildiou, mais il est possible qu'au moins deux d'entre eux soient des gènes dupliqués, si l'on admet l'hypothèse d'HEISER (1961) selon laquelle le nombre chromosomique de base de *H. annuus* $x = 17$ est dérivé par hybridation de 2 espèces à $x = 8$ et $x = 9$. Il sera nécessaire de procéder à une étude pour voir si les mécanismes de la résistance, et à partir de là peut-être les gènes correspondants, sont exactement les mêmes.

Plasmopara helianthi est multiplié végétativement par les zoosporanges en été, mais les oospores constituent la forme normale de résistance hivernale. Bien qu'actuellement l'observation de différentes races de mildiou ne soit pas possible, puisque seules des variétés sensibles sont largement cultivées, l'existence d'un cycle sexuel pourrait produire des génotypes nouveaux, et donc des races nouvelles, virulentes sur des tournesols n'ayant qu'un seul gène de résistance. Ainsi, il est important de disposer de nombreux gènes différents et on peut espérer que les pertes dues au Mildiou seront sérieusement réduites.

Nous prévoyons d'inscrire prochainement au Catalogue français un hybride simple résistant, contenant les 2 gènes H 1 et H 2, et d'autres hybrides sont prévus avec 3 gènes. Un nouveau génotype du champignon, virulent contre les 3 gènes à la fois, aurait peu de chances d'apparaître, surtout si ces 3 gènes sont entièrement différents.

Reçu pour publication en mars 1971.

REMERCIEMENTS

Le premier auteur remercie l'Université de Reading, Angleterre, pour l'aide financière assurée par « Huntley and Palmer Agricultural Research Studentship ».

SUMMARY

THE NEW GENES GIVING RESISTANCE TO DOWNY MILDEW OF SUNFLOWERS

A study of an American source of resistance to downy mildew of sunflowers showed the presence of two independant dominant genes, H 1 and H 2, each giving resistance. Both are different from the reported gene PL. All three genes are independant of the male-sterility gene *Ms* 1 and H 1 and H 2 were also shown to be independant of a recessive gene for branching *b*. The presence of a number of resistance genes makes it hopefull that losses of sunflower yields due to Downy Mildew, can be greatly reduced.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CAUDERON Y., 1965. Analyse cytogénétique d'hybrides entre *Helianthus tuberosus* et *H. annuus*. Conséquences en matière de sélection. *Ann. Amélior. Plantes*, **15**, 245-261.

HEISER C. B., 1961. Evolution in sunflowers. *Amer. J. Bot.*, **48**, 547.

KINMAN M. L., 1969. Communication personnelle.

LECLERCQ P., 1966. Une stérilité mâle utilisable pour la production d'hybrides simples de Tournesol. *Ann. Amélior. Plantes*, **16**, 135-144.

LECLERCQ P., 1969. Une stérilité mâle cytoplasmique chez le Tournesol. *Ann. Amélior. Plantes*, **19**, 99-106.

LECLERCQ P., CAUDERON Y., DAUGE M., 1970. Sélection pour la résistance au mildiou du Tournesol à partir d'hybrides Topinambour × Tournesol. *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, 363-373.

LOUVET J., KERMOAL J.-P., 1966. Le mildiou menace-t-il la culture du Tournesol en France ? *C. R. Acad. Agric.*, **52**, 896-902.

PUTT E. D., 1964. Recessive branching in sunflower. *Crop Sci.*, **4**, 444.

PANTCHENKO, 1965. Rapid methods of estimation of susceptibility to *Plasmopara Helianthi*. *Selektsia i Vemenovadstro*, **2**, 52-54.

PUSTOVOIT V. S., 1960. Methods of producing varieties immune to the main diseases and pests (Russian). *Rep. agric. Sci.*, **10**, 26-36 (in *Plant Breed. Abst.*, **31**, 5256).

VRINCEANU V., STOENESCU F., 1970. Immunity to Sunflower Downy Mildew due to a single dominant gene (en roumain). *Problème agricole*, **22**, 2, 34-40.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (3), 257-264.

UTILISATION DE PLANTES HAPLOÏDES POUR L'ANALYSE DU CARYOGRAMME DE *PETUNIA HYBRIDA* HORT.

D. MAIZONNIER

avec la collaboration technique d'Annie MŒSSNER

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Dijon, I. N. R. A.,
21 - Dijon

RÉSUMÉ

La comparaison des caryotypes de quatre plantes haploïdes de Pétunia montre que les traitements mutagènes utilisés pour leur obtention n'ont pas fait subir de modifications morphologiques décelables à leurs chromosomes.

L'utilisation de ces plantes haploïdes nous a permis d'établir le caryogramme de *Petunia hybrida*, dans lequel cinq chromosomes sont identifiés sans difficulté ; les deux autres ne peuvent être distingués à l'aide des techniques utilisées.

Mots clés : *caryogramme, haploïdie, Pétunia.*

INTRODUCTION

L'intérêt théorique et pratique que peut présenter la connaissance précise du caryogramme d'une espèce a été récemment résumé par ESSAD *et al.* (1966) et ESSAD et NAJCEVSKA (1969).

Depuis les travaux déjà anciens de MARTHALER (1936), il ne semble pas que le caryogramme de *Petunia hybrida* ait été analysé avec précision, en utilisant les progrès apportés par les techniques de préfixations et d'écrasements. L'apparition de plantes haploïdes a largement facilité l'analyse de ce caryogramme en nous permettant d'éviter les risques d'erreurs dans l' « appariement » des chromosomes des individus diploïdes.

Cependant, ces plantes haploïdes étant apparues à la suite de traitements avec des agents mutagènes, il était indispensable, pour que nos résultats soient valables de comparer leurs caryotypes entre eux afin de montrer que les traitements n'avaient pas fait subir aux chromosomes des modifications morphologiques, décelables à l'aide des techniques d'étude utilisées.

TRAVAUX ANTÉRIEURS

Après une étude, sur coupes, du caryotype de plantes hétérozygotes de Pétunia diploïde, MARTHALER (1936) a décrit les sept paires de chromosomes de la manière suivante, en les classant par ordre de taille décroissante :

Paire 1 : Grands chromosomes à centromère submédian.

Paire 2 : Grands chromosomes à centromère subterminal, — rapport bras court/bras long (C/L) voisin de 2/5, — porteurs de satellites à l'extrémité du bras court et d'une constriction inconstante sur le bras long.

Paire 3 : Chromosomes présentant le même rapport C/L que la paire précédente, mais ne portant jamais de satellite.

Paire 4 : Chromosomes à centromère submédian.

Paire 5 : Chromosomes ayant un rapport C/L voisin de 2/3 et portant un satellite sur un seul des chromosomes de la paire.

Paire 6 : Chromosomes ayant un rapport C/L voisin de 1/2.

Paire 7 : Petits chromosomes à centromère submédian.

MARTHALER a conclu à la possibilité de distinguer facilement les sept paires de chromosomes. Pour la comparaison des paires chromosomiques, cet auteur a utilisé des paramètres différents de ceux que nous avons choisis ; la comparaison de ses résultats quantitatifs avec nos propres données chiffrées est donc difficilement réalisable.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Quatre plantes haploïdes constituent le matériel végétal utilisé dans cette étude. En 1969, deux individus haploïdes sont apparus à la suite d'un traitement de zygotes (CORNU, 1970) aux rayons γ pour le premier (BM 7-37), au méthane sulfonate d'éthyle pour le second (497). Ces deux plantes haploïdes ont le phénotype de la lignée Velours rouge (V. R.). Leur origine et leur comportement méiotique ont été décrits par ailleurs (CORNU et MAIZONNIER, 1970). En 1970, deux nouveaux individus haploïdes sont apparus après la pollinisation d'une plante de la lignée TL avec du pollen de la lignée SG irradié aux rayons γ (données en cours de publication). L'une de ces plantes haploïdes (C 67) porte les caractères maternels, l'autre (o'35) présente le phénotype paternel. Nous avons donc utilisé des plantes haploïdes de trois lignées différentes dont les principales caractéristiques figurent dans l'article de MEYNET *et al.* (1971).

La mitose de ces plantes haploïdes a été observée sur des pointes de racines prélevées sur des boutures. Ces extrémités radiculaires ont subi les traitements suivants :

— préfixation dans une solution saturée d'α-monobromonaphtalène pendant 1 h 30,
— fixation au Carnoy pendant 24 à 48 h,
— coloration à la pararosaniline après une hydrolyse dans HCl normal à 60°C pendant 10 mn,

— action de la pectinase (solution à 5 p. 100) pendant 30 mn.

Pour chacune de ces plantes haploïdes, une quinzaine de plaques métaphasiques convenablement étalées ont été photographiées. Les clichés ont subi un agrandissement de 5 000 × et les mesures ont été faites sur les dix meilleures métaphases.

Après les travaux de ESSAD *et al.* (1966) et de ESSAD et NAJCEVSKA (1969), les paramètres choisis pour l'analyse des caryotypes de ces plantes haploïdes ont été les rapports C/L et T/θ. L'indice centrométrique (C/L) est le rapport de la longueur du bras court (C) sur celle du bras long (L) du même chromosome. Dans le rapport T/θ (longueur relative) T est la longueur absolue de l'élément du caryotype étudié et θ est la longueur totale de l'ensemble du lot haploïde divisé par le nombre (n) de chromosomes qu'il contient, soit 7 chez le Pétunia.

Les mesures des bras chromosomiques ont été faites au demi-millimètre près, indépendamment par trois personnes. Après nous être assuré que les différences enregistrées entre les trois observateurs n'étaient pas significatives, nous avons utilisé la moyenne des trois mesures.

Dans les calculs, nous n'avons jamais utilisé la vraie grandeur des chromosomes, mais leurs mensurations après un grandissement de 5 000 ×. La faible longueur des satellites nous a amené à ne pas en tenir compte dans nos mesures.

RÉSULTATS

1. — *Comparaison du caryotype des quatre plantes haploïdes utilisées*

La figure 1 montre quatre garnitures chromosomiques appartenant aux quatre plantes haploïdes étudiées. Les chromosomes sont classés provisoirement dans l'ordre adopté par MARTHALER. Un examen attentif permet de constater que ces quatre

BM 7-37

497

C 67

O'35

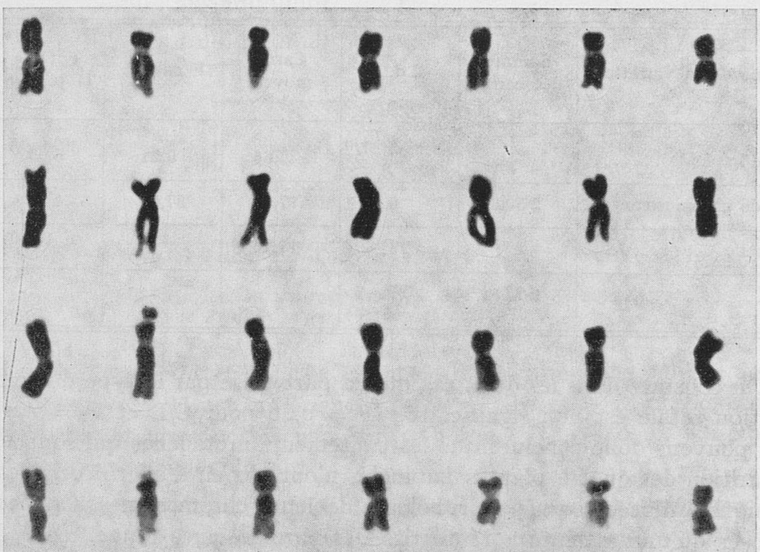


FIG. 1. — *Quatre caryotypes appartenant aux quatre plantes haploïdes utilisées*

caryotypes sont très comparables sauf en ce qui concerne l'importance des satellites du chromosome II de la plante C 67.

L'analyse des paramètres C/L et T/θ pour les sept chromosomes des quatre individus haploïdes a été conduite sous la forme d'essais blocs comparant les sept

types de chromosomes dans quatre répétitions (les quatre plantes haploïdes). Les résultats de ces deux analyses figurent aux tableaux 1 et 2 où les valeurs des rapports utilisés dans les calculs ont été multipliées par 10^3.

TABLEAU 1

Analyse de la variance de l'essai bloc concernant le rapport C/L pour les quatre plantes haploïdes et les sept types de chromosomes

Origine de la variation	Somme des carrés	d.d.l.	Carré moyen	F calculé	F table (1 p. 100)	Signification
Type d'haploïde	1 209	3	403	0,46	5,09	NS
Type de chromosome ...	1 263 276	6	210 546	241,6	4,01	HS
Résiduelle	15 687	18	871,5			
Total	1 280 172	27				

TABLEAU 2

Analyse de la variance de l'essai bloc concernant le rapport T/θ pour les quatre plantes haploïdes et les sept types de chromosomes

Origine de la variation	Somme des carrés	d.d.l.	Carré moyen	F calculé	F table (1 p. 100)	Signification
Type d'haploïde	8	3	2,66	0,21	5,09	NS
Type de chromosome ...	2 502	6	417,0	37,36	4,01	HS
Résiduelle	221	18	11,16			
Total	2 731	27				

On constate dans les deux cas que la part prise par le type d'haploïde dans la variation totale est non significative (F = 0,46 pour C/L, et F = 0,21 pour T/θ). Nous pouvons donc conclure que les traitements mutagènes qui sont à l'origine de l'apparition des quatre plantes haploïdes n'ont pas eu d'effet décelable à l'aide des techniques utilisées sur la morphologie de leurs chromosomes. On peut d'ailleurs supposer qu'une atteinte à l'intégrité des chromosomes d'une cellule haploïde, si minime soit-elle, doit entraîner la létalité précoce de cette cellule puisqu'aucun phénomène de compensation intergénomique ne peut intervenir, les chromosomes étant à un seul exemplaire.

L'absence de signification de l'effet type d'haploïde pour les rapports C/L et T/θ nous autorise à utiliser l'ensemble des mesures effectuées sur les caryotypes des quatre plantes haploïdes pour comparer les sept types de chromosomes et essayer d'établir le caryogramme de *Petunia hybrida*.

2. — *Comparaison des sept chromosomes du lot haploïde de* Petunia hybrida

A l'aide des valeurs moyennes de C/L et T/θ caractérisant chacun des sept chromosomes et obtenues à partir de quarante métaphases, nous avons établi un diagramme de comparaison des chromosomes (fig. 2) du type de celui utilisé par ESSAD et NAJCEVSKA (1969). Les écarts types des distributions des rapports C/L et T/θ délimitent autour de leur moyenne l'aire de distribution des valeurs de ces rapports pour les quarante garnitures chromosomiques mesurées. Ce diagramme montre deux cas de chevauchements :

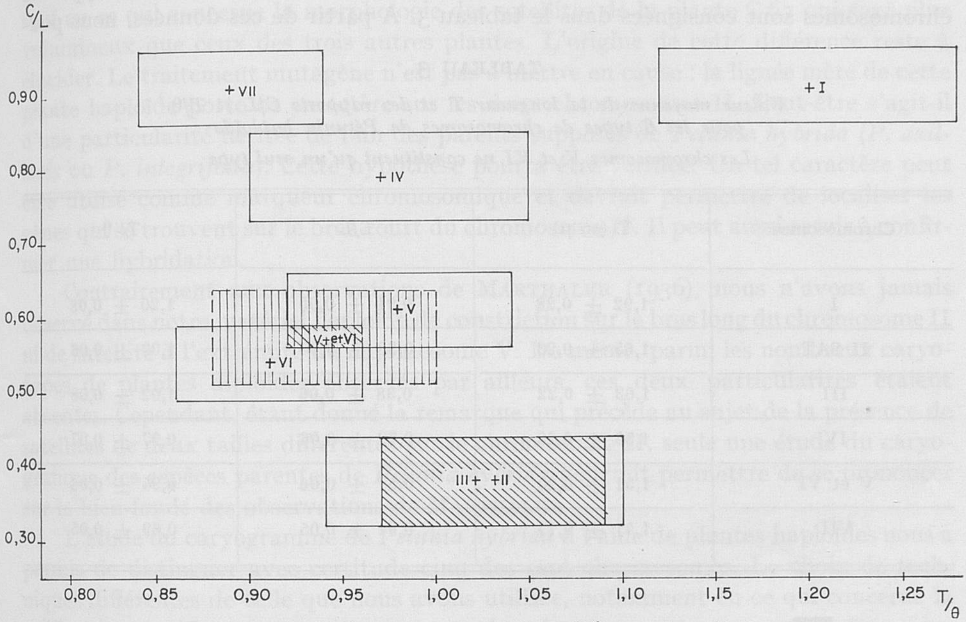


FIG. 2. — *Aire de distribution des rapports C/L et T/θ pour les sept chromosomes de Pétunia mesurés dans quarante cellules*

— *Cas des chromosomes II et III.* — L'aire de distribution des valeurs des paramètres du chromosome II est entièrement inscrite dans celle du chromosome III. En l'absence des satellites portés par le chromosome II, ces deux chromosomes seraient donc indistinguibles.

— *Cas des chromosomes V et VI.* — Un certain chevauchement existe entre les aires de distribution des deux paramètres utilisés pour les chromosomes V et VI. Ce chevauchement relativement faible traduit-il la réalité? La séparation arbitraire de ces deux chromosomes a été faite sur un tri visuel en n'utilisant comme critère que l'indice centromérique. En effet, dans les plaques métaphasiques où le préfixateur n'a pas trop raccourci les chromosomes, comme l'indiquait MARTHALER (1936) le centromère du chromosome VI est plus terminal que celui du chromosome V. Cette différence est-elle suffisante pour permettre la séparation des deux chromosomes? A l'aide des valeurs de C/L et T/θ calculées pour les chromosomes V et VI, nous pouvons

construire des courbes de fréquence pour chacun des deux paramètres. Ces courbes sont unimodales ; elles ne nous autorisent donc pas à séparer les chromosomes V et VI qui ne constituent qu'un seul type. Nous sommes donc amené, dans le diagramme de comparaison des chromosomes, à construire pour les chromosomes V et VI un seul rectangle dont les côtés ont pour longueur deux fois l'écart type de la distribution de l'ensemble des valeurs de C/L et T/θ obtenues pour les deux chromosomes. La position du centromère et la taille de ces deux chromosomes sont trop voisines pour que nous puissions les séparer. La difficulté serait d'ailleurs encore accrue au niveau diploïde où chaque chromosome étant représenté deux fois, il est nécessaire d'identifier des « paires » et non des chromosomes isolés.

Les valeurs moyennes de T, C/L et T/θ caractérisant chacun des six types de chromosomes sont consignées dans le tableau 3. A partir de ces données, nous pou-

TABLEAU 3

Valeur moyenne de la longueur T et des rapports C/L et T/θ pour les 6 types de chromosomes de Pétunia haploïde

Les chromosomes V et VI ne constituent qu'un seul type

Chromosomes	T (en μ)	C/L	T/ θ
I	1,92 ± 0,28	0,91 ± 0,05	1,20 ± 0,08
II SAT	1,65 ± 0,23	0,38 ± 0,06	1,03 ± 0,06
III	1,63 ± 0,22	0,38 ± 0,06	1,02 ± 0,08
IV	1,55 ± 0,20	0,79 ± 0,06	0,97 ± 0,07
V et VI	1,51 ± 0,20	0,57 ± 0,06	0,94 ± 0,06
VII	1,41 ± 0,17	0,91 ± 0,05	0,89 ± 0,05

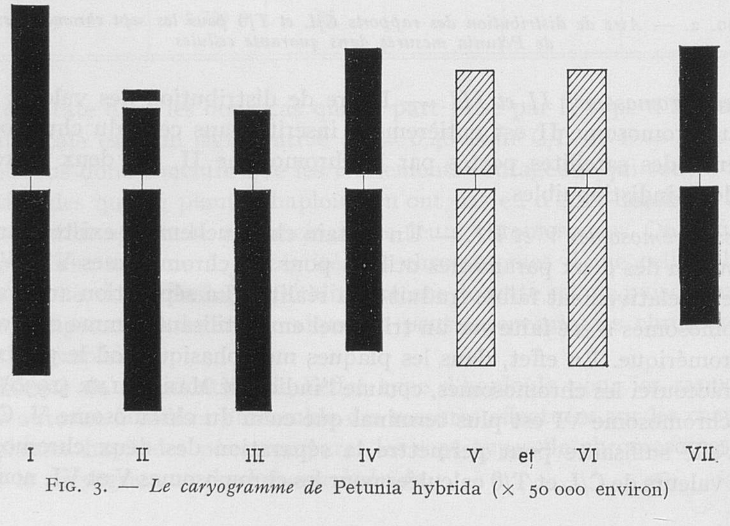


FIG. 3. — *Le caryogramme de* Petunia hybrida (× 50 000 environ)

vons établir le caryogramme de *Petunia hybrida* (fig. 3) dans lequel les chromosomes V et VI (hachurés) ne peuvent être séparés. Les cinq autres chromosomes ont des caractéristiques suffisamment différentes pour que l'on puisse les identifier sans risque d'erreur.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Cette étude nous a permis de mettre en évidence que les caryotypes des quatre plantes haploïdes obtenues après différents traitements mutagènes sont comparables sauf en ce qui concerne la morphologie des satellites de la plante C 67 qui sont plus volumineux que ceux des trois autres plantes. L'origine de cette différence reste à élucider. Le traitement mutagène n'est pas à mettre en cause : la lignée mère de cette plante haploïde porte ce caractère sur les deux chromosomes II. Peut-être s'agit-il d'une particularité héritée de l'un des parents supposés de *Petunia hybrida* (*P. axillaris* ou *P. integrifolia*). Cette hypothèse pourra être vérifiée. Un tel caractère peut être utilisé comme marqueur chromosomique et devrait permettre de localiser les gènes qui se trouvent sur le bras court du chromosome II. Il peut aussi servir à confirmer une hybridation.

Contrairement aux observations de MARTHALER (1936), nous n'avons jamais observé dans notre matériel haploïde de constriction sur le bras long du chromosome II ni de satellite à l'extrémité du chromosome V. De même, parmi les nombreux caryotypes de plantes diploïdes observés par ailleurs, ces deux particularités étaient absentes. Cependant, étant donné la remarque qui précède au sujet de la présence de satellites de deux tailles différentes sur le chromosome II, seule une étude du caryogramme des espèces parentes de *Petunia hybrida* pourrait permettre de se prononcer sur le bien-fondé des observations de MARTHALER.

L'étude du caryogramme de *Petunia hybrida* à l'aide de plantes haploïdes nous a permis de distinguer avec certitude cinq des sept chromosomes. Le choix de techniques différentes de celle que nous avons utilisée, notamment en ce qui concerne la préfixation (préfixateurs contractant peu les chromosomes) pourra peut-être nous permettre de séparer les deux chromosomes (V et VI) que nous avons dû considérer comme statistiquement identiques.

Reçu pour publication en mars 1971.

SUMMARY

KARYOGRAM ANALYSIS OF *PETUNIA HYBRIDA* WITH THE HELP OF HAPLOID PLANTS

The comparison of the karyotypes of four haploid plants of *Petunia hybrida* arisen after different mutagenic treatments, shows that their chromosomes were not morphologically modified by the treatments (table 1 and 2).

Those haploid plants were used to establish the karyogram of the species. Five chromosomes can be distinguished easily, but the other two are not different enough to allow their separation (fig. 2 and 3).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CORNU A., 1970. *Recherches sur l'induction et l'utilisation de mutations somatiques chez le* Petunia hybrida HORT. Thèse-Faculté des Sciences. Dijon, C. N. R. S. nº 4667.

CORNU A., MAIZONNIER D., 1970. Origine et comportement méiotique d'un Pétunia haploïde. *C. R. Acad. Sci.* Paris, **270**, 310-313.

ESSAD S., ARNOUX J., Nicole MAIA, 1966. Contrôle de validité des caryogrammes. Application au caryotype de *Lolium perenne* L. *Chromosoma*, (BERL.), **20**, 202-220.

ESSAD S., Cvetanka NAJCEVSKA, 1969. Analyse statistique d'un caryotype de *Festuca pratensis* HUDS. *Ann. Amélior. Plantes*, **19** (1), 15-22.

MARTHALER H., 1936. Morphologie der Chromosomen des Zellkernes von *Petunia*. *Zindukt. Abst. Vererbung.*, **72**, 258-266.

MEYNET J., CORNU A., PAYNOT M., 1971. Analyse du fonctionnement des gènes majeurs impliqués dans la pigmentation florale du Pétunia. *Ann. Amélior. Plantes*, **21**, (2), 103-116.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (3) 265-280.

RECHERCHES SUR L'ASPHYXIE RADICULAIRE DES ARBRES FRUITIERS A NOYAU

II. — COMPORTEMENT DES PORTE-GREFFES DE TYPE PÊCHER ET PRUNIER : ÉTUDE DE LEUR TENEUR EN AMYGDALINE ET DES FACTEURS INTERVENANT DANS L'HYDROLYSE DE CELLE-CI

G. SALESSES * et C. JUSTE **

avec la collaboration technique de A. BONNET

* *Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,*

** *Station d'Agronomie,*

Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R. A.,

Domaine de la Grande-Ferrade, 33 - Pont-de-la-Maye

RÉSUMÉ

La similitude des symptômes d'asphyxie radiculaire observés sur pêcher *GF 305* et ceux que présente ce même porte-greffe cultivé en solution hydroponique, aérée, contenant de la poudre d'écorce de pêcher adulte ou un mélange d'amygdaline et d'émulsine, permet de supposer que la très grande sensiblité de cette espèce à l'asphyxie radiculaire est en relation avec l'existence de quantités importantes d'amygdaline dans les racines.

La comparaison systématique des teneurs en amygdaline de l'écorce de pêcher et des écorces de divers pruniers dont l'échelle de résistance à l'asphyxie radiculaire est assez bien établie, et l'étude de certains facteurs qui interviennent dans l'hydrolyse du composé cyanogénétique (pH, émulsine, température), permettent de classer le Pêcher, considéré comme très sensible à l'asphyxie dans un groupe nettement à part aussi bien en ce qui concerne sa richesse en amygdaline que la facilité avec laquelle celle-ci est hydrolysée chez cette espèce. Par contre, il est difficile de faire apparaître une relation entre ces mêmes caractéristiques des écorces et la résistance à la submersion radiculaire des divers pruniers ; il est vraisemblable que, pour ceux-ci, la résistance à l'excès d'eau est sous la dépendance d'autres facteurs dont la nature reste à préciser.

Mots clefs : *Asphyxie radiculaire, Pêcher, Porte-greffes, Prunier, Substances phytotoxiques.*

INTRODUCTION

Dans un précédent travail (SALESSES, JUSTE, 1970) nous avons montré que, chez le Pêcher, *Prunus persica*, certaines substances présentes dans les racines pouvaient, au moins en partie, être rendues responsables, d'une part de l'effet « fatigue

du sol » noté en monoculture et d'autre part de la sensibilité à l'asphyxie radiculaire très marquée chez cette espèce ; nous avons plus particulièrement mis en évidence le rôle important joué par l'acide cyanhydrique provenant de l'hydrolyse de l'amygdaline, en présence d'émulsine.

Parmi les pruniers nous rencontrons plusieurs types morphologiques, espèces ou hybrides interspécifiques, dont le comportement à l'asphyxie radiculaire est très variable ; tous sont cependant moins sensibles que le Pêcher (SALESSES, SAUNIER, BONNET, 1970). D'une façon générale, les représentants des espèces diploïdes (*P. cerasifera* ou *P. salicina*) sont moins résistants que les espèces ou hybrides dont le « taux de ploïdie » est supérieur (hybrides tri - ou pentaploïdes, espèces hexaploïdes).

Il est dès lors intéressant de vérifier si les hypothèses émises dans notre travail antérieur portant uniquement sur Pêcher peuvent être généralisées et permettre d'expliquer les différences de comportement observées dans les conditions de verger chez les divers pruniers.

Deux points seront successivement envisagés :

1. Comparaison systématique de la teneur en amygdaline dans les écorces de racines des Pruniers et étude de la relation existant entre teneur en amygdaline des poudres d'écorces et leurs effets phytotoxiques.

2. Importance des facteurs autres que la teneur en amygdaline des poudres d'écorces susceptibles d'influencer leur caractère phytotoxique.

I. — COMPARAISON DES TENEURS EN AMYGDALINE DES ÉCORCES DE RACINE DE DIVERS PORTE-GREFFES ET RELATIONS ENTRE CETTE TENEUR ET LE CARACTÈRE PHYTOTOXIQUE DES ÉCORCES

Dans notre précédent travail (SALESSES, JUSTE, 1970) nous avons émis l'hypothèse que l'amygdaline présente dans l'écorce des racines de Pêcher pouvait être à l'origine des accidents se produisant, chez cette espèce, lors de la stagnation d'eau au niveau du système radiculaire.

Dans une expérience ultérieure réalisée sur solution nutritive aérée avec de jeunes plants de pêchers *GF 305*, nous avons constaté que l'addition, à la solution nutritive, d'un mélange d'amygdaline (0,1 et 0,3 p. 100) et d'émulsine (0,01 p. 100) du commerce entraînait très rapidement (cinq à huit jours) l'apparition de symptômes très comparables à ceux obtenus par l'addition, à ce même milieu, de poudre d'écorce de racine de pêcher adulte (flétrissement, jaunissement et dessèchement des plants) et à ceux observés en verger chez des plants soumis à une période de submersion en cours de végétation.

L'ensemble de ces résultats et observations nous a conduits à rechercher s'il existait une liaison entre la teneur en amygdaline des divers porte-greffes et leur sensibilité à l'asphyxie radiculaire.

Pour cela nous avons dosé systématiquement l'amygdaline contenue dans les racines d'un certain nombre de porte-greffes et nous avons cherché à observer, en

utilisant un test biologique, s'il y avait un parallélisme d'une part entre ces teneurs en hétéroside et le caractère phytotoxique des écorces et d'autre part entre ces mêmes teneurs et la sensibilité à l'asphyxie radiculaire observée en verger.



FIG. 1. — *Symptômes d'asphyxie* (flétrissement) *sur pêcher* GF 305 *cultivés en solution hydroponique enrichie en poudre d'écorce de pêcher* GF 305 *adulte ou d'un mélange* (amygdaline + émulsine) *après 6 jours de traitement*

A gauche : témoin
Au centre : pot enrichi en poudre d'écorce (0,1 p. 100)
A droite : pot enrichi en amygdaline et émulsine

A. — *Matériel et méthodes*

1. *Matériel végétal.*

Les diverses études conduites dans le cadre de ce travail font appel aux porte-greffes suivants :

Pêcher *GF 305* : lignée homozygote, de sensibilité marquée à l'asphyxie. Ce pêcher est choisi surtout en raison de son homozygotie ; les résultats obtenus tant en ce qui concerne les teneurs en amygdaline que les comportements à l'asphyxie radiculaire sont très comparables à ce que l'on peut noter pour les autres lignées de pêcher ; aussi nous pensons qu'il est possible d'étendre à l'espèce Pêcher les résultats obtenus avec la lignée *GF 305*.

Pruniers : *P. 1254*, *P. 1079*, *P. 18*, *P. 2175* : quatre clones appartenant à l'espèce *P. cerasifera* (Myrobolans) caractérisés par une bonne vigueur, mais assez sensibles à l'asphyxie.

GF 8-1 : semis naturel triploïde ($2n = 3x = 24$) issu de *P. marianna*. Caractérisé par une bonne vigueur et une bonne tolérance à l'asphyxie radiculaire.

P. 1869 : hybride pentaploïde ($2n = 5x = 40$) caractérisé par une vigueur moyenne à faible et un bon comportement vis-à-vis de l'asphyxie.

2. *Dosage de l'amygdaline.*

Nous avons utilisé, après l'avoir légèrement modifiée, la méthode mise en œuvre par HUGUES (1966) lors de son étude sur la toxicité des sorghos. Elle consiste à apprécier le degré de rougissement d'un papier-filtre imprégné d'une solution picrosodée au contact de l'acide cyanhydrique produit au cours de l'hydrolyse de l'amygdaline présente dans un tissu végétal quelconque. Cette méthode, d'un emploi simple, ne nécessite que peu de matériel et fournit des résultats reproductibles et assez précis pour permettre un classement des divers porte-greffes.

Dans le cas particulier de notre étude, le matériel végétal est constitué par de la poudre d'écorce de racines d'arbres adultes prélevées à la même époque sur plusieurs individus d'un porte-greffe donné (fragment de racines dont le diamètre variait aux deux extrémités de 0,5 à 1,5 cm ; arbres cultivés sur un sol d'alluvions récentes de la Garonne). Cette poudre a été obtenue par broyage très fin de lanières d'écorces préalablement séchées à 30°C dans une étuve ventilée.

Un poids donné de la poudre ainsi préparée (100 ou 50 mg) est introduit dans un tube à essai (160 × 16 mm) où l'on ajoute 1 ml d'eau, 1 ml d'émulsine du commerce (N. B. C.) à 1 mg par ml ; ce tube est bouché hermétiquement avec un bouchon à la partie inférieure duquel on a fixé une bande de papier Watman n° 1 (10 × 1 cm) imprégnée à l'avance de solution picrosodée ; cette dernière est préparée en faisant dissoudre dans un litre d'eau distillée 5 g d'acide picrique et 25 g de carbonate de sodium. Le tube à essai est placé pendant 16 heures à l'abri de la lumière dans une enceinte thermostatée, réglée à 25°C. La bande de papier est ensuite mise à éluer pendant 4 heures dans 10 ml d'eau distillée. La coloration de la solution ainsi obtenue est mesurée à 4 800 Å, par comparaison avec une solution constituée par l'éluat d'une bande de papier imprégnée de la solution picrosodée et placée dans un tube à essai contenant 2 ml d'eau ; l'étalonnage est réalisé en utilisant des bandes de papier placées dans des tubes à essai contenant une quantité connue d'amygdaline pure (produit N. B. C.) en solution (1,5 et 3 mg par tube) et de l'émulsine (1 mg/tube)

3. *Tests de phytotoxicité.*

La technique utilisée a été décrite en détail au cours de nos précédents travaux (SALESSES, JUSTE; JUSTE, SALESSES, 1970). Elle consiste à mesurer l'influence de substances volatiles émises par de la poudre d'écorce, sur la croissance de la racine principale de plantules de maïs. Le dispositif mis en œuvre (fig. 2) est constitué par une boîte de Petri maintenue hermétiquement close et au centre de laquelle on a disposé un petit cristallisoir contenant soit un certain poids de poudre végétale (de 25 à 250 mg) additionné de 5 ml d'eau, soit 5 ml d'un extrait d'écorce préparé à partir d'une suspension d'écorce à 10 p. 100, placée pendant une heure dans un agitateur rotatif puis centrifugée et filtrée. Autour du cristallisoir central on dispose sur un papier-filtre imbibé d'une solution nutritive, 8 grains de maïs, variété *I. N. R. A. 400* ; les boîtes de Petri sont placées pendant trois jours dans une étuve réglée à 25°C à l'abri de la lumière : l'influence des traitements est appréciée par pesée, après séchage, des racines principales de chaque plantule.

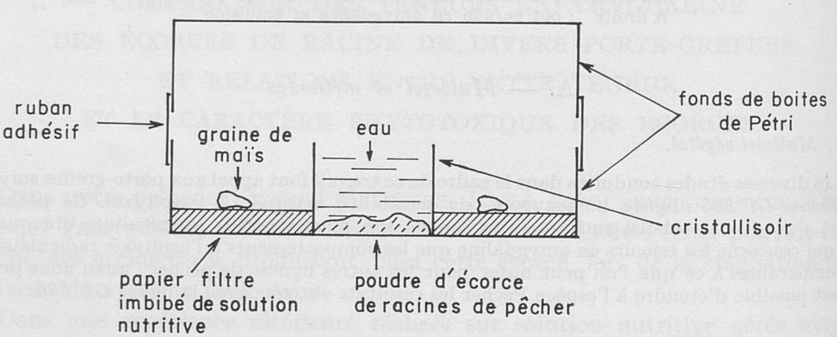


FIG. 2. — *Dispositif utilisé pour les tests de phytotoxicité*

B. — *Résultats*

a) *Teneurs en amygdaline.*

Elles ont été comparées pour les porte-greffes suivants : *GF 305, P. 1254, P. 1079, P. 18, P. 1869, GF 8-1.*

Pour chacun, les échantillons proviennent de deux arbres de la même parcelle et pour chaque arbre le dosage comporte trois répétitions. Les résultats figurent dans le tableau 1.

L'analyse de la variance montre que l'effet « porte-greffe » est hautement significatif (F 0,01 = 3,9 ; F observé = 89,52), et la comparaison des moyennes en utili-

sant le critère à « ranges » multiples de Duncan (« ranges » réduits significatifs au seuil 0,01) permet une classification des porte-greffes en quatre groupes :

TABLEAU I

Teneur en amygdaline totale de l'écorce provenant de racines de divers porte-greffes du genre Prunus

Nature des porte-greffes	Teneur moyenne en aymgdaline	
	En p. 100 par rapport à la matière sèche	En p. 100 par rapport à la teneur du *GF 305*
GF 305	6,85	100
GF 8-1	4,84	70
P. 1869	3,87	56
P. 1254	3,26	47
P. 1079	3,25	47
P. 18	1,99	29

— Groupe I : représenté par le Pêcher *GF 305* qui s'est avéré, pour tous les dosages effectués, comme le plus riche en amygdaline (6,85 p. 100 contre 4,84 p. 100 pour le Prunier le plus riche).

— Groupe II : représenté par *GF 8-1*, hybride triploïde.

— Groupe III : comprenant les deux pruniers myrobolans *P. 1079* et *P. 1254* ainsi que l'hybride pentaploïde *P. 1869*.

— Groupe IV : représenté par le *P. 18* (myrobolan B) caractérisé par sa faible teneur en hétéroside cyanogénétique (1,99 p. 100).

La différence entre Pêcher et Prunier est encore accrue par le fait que chez le Pêcher la quantité d'écorce, par rapport à la racine entière, est très supérieure à celle des divers pruniers ; les proportions de poids sec d'écorce, par rapport au poids sec total de la racine, sont respectivement de 63 p. 100 pour le Pêcher *GF 305* et de 37 p. 100 pour le Prunier *GF 8-1*.

b) *Phytotoxicité des écorces.*

Elle a été estimée à l'aide de trois essais. Dans le premier, intéressant seulement *GF 305* et *GF 8-1*, des extraits aqueux étaient disposés dans le cristallisoir ; dans les deux autres, des poudres d'écorce de racines étaient mises directement à macérer dans ce même récipient.

Les résultats figurent dans le tableau 2.

L'examen de ce tableau montre que, dans tous les cas, l'écorce de *GF 305* exerce l'effet le plus toxique ; un effet dépressif assez net est également observé pour l'écorce de *GF 8-1* ; par contre, les écorces de *P. 1869*, *P. 2175*, et *P. 18* n'exercent aucun effet quelles que soient les quantités de poudre mises en œuvre.

TABLEAU 2

Effets dépressifs dus aux écorces de différents porte-greffes
(extraits aqueux ou macération d'écorce)

Seuls les effets significatifs figurent dans le tableau. Les chiffres accompagnés de signes non identiques (+, ++ ou +++) diffèrent significativement au seuil de 1 p. 100.

	Essai I		Essais II et III	
	Extrait aqueux de poudre		Macération de poudre	
	Concentration des extraits en p. 100	Effet dépressif en p. 100 du témoin	Quantité de poudre en mg	Effet dépressif en p. 100 du témoin
GF 305	2,5 5	— 42+ — 100+++	25 50 250	0 — 23 — 100+
P. 2175			50 100 250	0 0 0
P. 18	2,5	— 37+	250	0
GF 8-1	5,0	— 63++	250	— 55++
P. 1869			50 100	0 0

C. — *Discussion*

La comparaison des résultats concernant le dosage de l'amygdaline dans la poudre d'écorce et de ceux concernant le test de phytotoxicité démontre qu'il existe une assez bonne relation entre la teneur en amygdaline et le caractère phytotoxique des écorces. A cet égard le *GF 305* et le *GF 8-1* apparaissent comme les seuls susceptibles de provoquer (pour les doses de poudre d'écorce utilisées) un effet dépressif qui peut atteindre 100 p. 100 dans le cas du *GF 305* ; par contre les pruniers *P. 18*, *P. 1869*, *P. 2175* dont les teneurs en amygdaline sont nettement plus faibles ne produisent, dans les mêmes conditions, aucun effet dépressif notable.

Cependant la liaison entre la teneur en amygdaline et l'échelle de tolérance à l'asphyxie établie par de nombreuses observations, tant en verger qu'en bacs à submersion artificielle (SAUNIER, 1966 ; SALESSES, SAUNIER, BONNET, 1970), n'apparaît pas clairement ; en effet si le *GF 305* se classe dans une catégorie nettement à part aussi bien en ce qui concerne sa forte teneur en amygdaline que sa forte sensibilité à l'asphyxie, la relation est impossible à établir pour les différents pruniers, surtout en raison du *GF 8-1* considéré comme résistant à l'asphyxie radiculaire (SAUNIER, 1966 ; SALESSES, SAUNIER, BONNET, 1970) et dont l'écorce est pourtant riche en amygdaline.

II. — IMPORTANCE DES FACTEURS, AUTRES QUE LA TENEUR EN AMYGDALINE DES POUDRES D'ÉCORCES, SUSCEPTIBLES D'INFLUENCER LE CARACTÈRE PHYTOTOXIQUE DE CES ÉCORCES

L'absence de corrélation nette entre la teneur en amygdaline et le comportement à l'asphyxie radiculaire des porte-greffes étudiés nous a conduit à envisager l'influence possible d'autres facteurs susceptibles de jouer un rôle dans l'hydrolyse de cet hétéroside au cours d'une période de submersion du système radiculaire.

A. — *Effet du pH*

Le dispositif expérimental utilisé pour mesurer cet effet est le même que celui auquel nous avons eu recours pour apprécier l'effet phytotoxique des poudres d'écorce macérant dans de l'eau ; nous avons simplement substitué à l'eau distillée utilisée pour réaliser la macération, des tampons phosphatés correspondant aux pH suivants : 4,5 ; 7,0 et 8,0.

Le protocole de l'essai, comportant six traitements, est le suivant :

A : Solution tampon 4,5
B : Solution tampon 4,5 + 150 mg d'écorce de *GF 305*
C : Solution tampon 7,0
D : Solution tampon 7,0 + 150 mg d'écorce de *GF 305*
E : Solution tampon 8,0
F : Solution tampon 8,0 + 150 mg d'écorce de *GF 305*

Les résultats obtenus indiquent que, quel que soit le pH du tampon, l'écorce de pêcher exerce un effet dépressif identique et égal à 100 p. 100 ; s'il existe donc une influence du pH sur le déroulement de l'hydrolyse de l'amygdaline et la production d'HCN il ne semble pas que ce facteur puisse jouer un rôle déterminant dans la manifestation de l'effet phytotoxique des différentes poudres.

B. — *Importance de l'émulsine*

Des différences peuvent exister chez les divers porte-greffes en liaison soit avec des teneurs différentes, soit avec une facilité variable de libération de cette enzyme.

Deux séries d'observations ont été réalisées :

La première série a consisté à comparer les quantités d'HCN dégagées par des macérations dans de l'eau de poudres d'écorces seules ou additionnées d'émulsine, en utilisant la technique de dosage de l'amygdaline décrite au chapitre I. L'écart séparant les quantités d'amygdaline décelées en présence et en l'absence d'émulsine constitue en quelque sorte un indice inversement proportionnel à la quantité d'émulsine présente dans la poudre d'écorce ou d'une manière plus globale, de l'aptitude de cette poudre à hydrolyser l'amygdaline qu'elle contient.

Les résultats des dosages sont groupés dans le tableau 3.

Ils mettent en évidence le comportement particulier du pêcher *GF 305* ; pour

ce dernier en effet, l'addition d'émulsine ne modifie que très modérément l'hydrolyse de l'amygdaline. Il en est tout autrement chez les pruniers où l'addition d'émulsine augmente, souvent très considérablement (+ 137 p. 100 pour *P. 1869*) le dégagement d'HCN : trois groupes peuvent ainsi être mis en évidence chez les Pruniers.

TABLEAU 3

Quantités moyennes d'amygdaline mises en évidence chez les divers porte-greffes, en présence ou non d'émulsine

	Quantité moyenne d'amygdaline (en mg pour 100 g de MS) mise en évidence		Augmentation de la quantité d'amygdaline décelée (en p. 100)
	Sans émulsine	Avec émulsine	
Pêcher *GF 305*	6,26	6,85	9,40
P. 1254	1,79	3,26	82,10
P. 1079	1,68	3,25	93,40
P. 18	1,53	1,99	30,00
GF 8-1	3,38	4,84	43,20
P. 1869	1,63	3,87	137,40

I : *P. 1869* : augmentation très importante (137 p. 100)
II : *P. 1254*, *P. 1079* — importante (82 et 93 p. 100)
III : *P. 18*, *GF 8-1* — non négligeable (30 et 43 p. 100)

La deuxième série d'observations a été réalisée à partir de tests biologiques conduits en boîte de Petri selon la technique décrite précédemment.

L'essai comportait six traitements :

A : Témoin
B : Témoin + émulsine (1 mg/boîte)
C : Écorce de *GF 305* à 10 p. 100
D : Écorce de *GF 305* à 10 p. 100 + émulsine (1 mg/boîte)
E : Écorce de *P. 1869* à 10 p. 100
F : Écorce de *P. 1869* à 10 p. 100 + émulsine (1 mg/boîte)

Les résultats sont présentés dans le tableau 4.

Nous remarquons que, dans les conditions de l'expérience :

— l'effet dépressif noté pour *GF 305* devient plus fort quand on ajoute de l'émulsine.

— Pour *P. 1869* l'effet ne devient dépressif qu'en présence d'émulsine.

L'effet dépressif pour *P. 1869* (— 44 p. 100) avec émulsine est identique à celui noté pour *GF 305* (— 52 p. 100) (pas de différence significative entre les deux chiffres).

Cet essai confirme donc en partie les résultats précédents : il est assez remarquable de constater que bien qu'étant relativement pauvre en amygdaline l'écorce de *P. 1869* devient toxique en présence d'émulsine exogène, ce qui laisse supposer soit que ce matériel végétal est particulièrement mal pourvu en agent hydrolysant soit qu'il contient des substances qui dépriment l'activité de ce dernier, soit encore

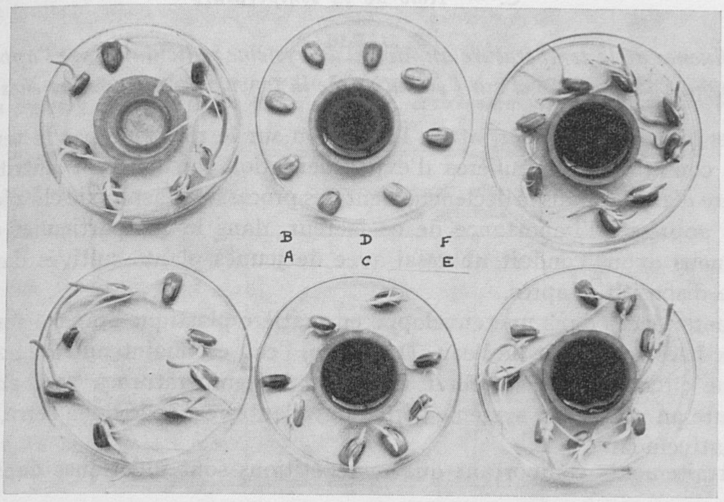


FIG. 3. — *Effets phytotoxiques d'écorces de pêcher* GF 305 *et du* Prunier 1869 *en présence ou non d'émulsine*

A : Témoin
B : Témoin + émulsine (1 mg/boîte)
C : Écorce de *GF 305* à 10 p. 100
D : Écorce de *GF 305* à 10 p. 100 + émulsine (mg/boîte)
E : Écorce de *P. 1869* à 10 p. 100
F : Écorce de *P. 1869* à 10 p. 100 + émulsine (1 mg/boîte)

TABLEAU 4

Effets dépressifs notés au cours de macération de poudres d'écorce de GF 305 *et du prunier* 1869 *en présence ou non d'émulsine du commerce ;*
$^{+}$ *chiffres significatifs au seuil de 1 p. 100.*

	Effet dépressif en p. 100 par rapport au témoin	
	Sans émulsine	Avec émulsine
GF 395	— 52^{+}	— 100^{+}
P. 1869	0	— 44^{+}
Témoin		0

que l'enzyme est inactive. Dans le cas du Pêcher on constate également que le supplément d'émulsine ajouté à la macération des poudres d'écorce est suffisant pour entraîner une forte augmentation de l'effet dépressif.

Si ces expériences permettent d'établir une nouvelle distinction entre le Pêcher et le groupe des pruniers elles ne permettent pas pour autant d'expliquer, parmi ceux-ci, les différences de comportement vis-à-vis de l'asphyxie radiculaire.

C. — *Rôle de la température*

1. — *Influence de la température au niveau du système radiculaire, sur l'apparition des symptômes d'asphyxie et sur l'évolution de la teneur en amygdaline chez le Pêcher.*

Rowe (1966), le premier, attire l'attention sur le rôle joué par la température dans des conditions particulières d'expérimentation (en solution nutritive et en atmosphère d'azote), dans le déclenchement des processus d'asphyxie chez les *Prunus.*

Pour apprécier l'importance de ce facteur, dans le cas particulier du pêcher *GF 305*, nous avons conduit un essai avec de jeunes plants cultivés dans un sol, suivant le dispositif ci-après.

Les pots placés dans une enveloppe en matière plastique étanche sont plongés dans deux bacs contenant de l'eau. Dans l'un, l'eau est maintenue à 24-25°C, dans l'autre une circulation d'eau froide maintient la température à 14°C environ. La température au niveau du système aérien des plantes est celle de la serre, soit 20°C approximativement.

Les traitements comportant quatre répétitions sont identiques dans les deux bacs :

A : Témoin.
B : Pots submergés.
C : Pots submergés après apport d'écorce de racine de *GF 305* à raison de 0,5 p. 100 du poids de sol.

Résultats.

Deux séries d'observations ont été réalisées ; elles ont consisté à :

1° Noter l'apparition des symptômes d'asphyxie et suivre la croissance.

2° Doser, après une certaine période de submersion, l'amygdaline dans le « système radiculaire et la base des tiges de tous les plants.

a) *Observation des symptômes et croissance des plants.*

Cinquième jour. — Nous pouvons noter un flétrissement des feuilles de la base, avec taches foncées marginales indiquant un effet toxique pour le lot C à 25°C ; à la même température les pêchers du lot B présentent des symptômes plus légers avec toutefois quelques taches foncées marginales. Aucun symptôme n'est à signaler pour les arbres du bac à 14°C.

Septième jour. — A 25°C, pour le lot C, le flétrissement s'accentue et gagne les feuilles du sommet, alors que les feuilles de la base commencent à se dessécher ; pour le lot B, le flétrissement est à peine perceptible sur les feuilles du sommet.

— A 14°C : nous pouvons noter un léger flétrissement des feuilles de la base pour le lot C (écorce *GF 305* + submersion) alors qu'aucun symptôme n'est bien visible sur le lot B.

Douzième jour. — A 25°C : le jaunissement est devenu net pour les lots B et C et le dessèchement s'accentue.

— A 14°C : dans le lot C quelques feuilles de la base commencent à se dessécher et des brûlures marginales sont visibles jusqu'au sommet des plants. Les plants du lot B ont des feuilles jaunes à la base.

Le tableau 5 rend compte de la croissance moyenne des pêchers au cours de 7 jours de traitement.

TABLEAU 5

Croissance moyenne de jeunes pêchers GF 305 *à deux températures en fonction des traitements* (submersion et enrichissement du sol en écorce)

	Croissance moyenne des pêchers en cm pendant 7 jours	
	Températures	
	14°C	24°C
Témoin	5,00	5,50
Submersion simple	2,75	0,25
Submersion + écorce	1,25	0,50

Les résultats de ce tableau sont en accord avec les notations concernant l'apparition et l'évolution des symptômes d'asphyxie : la submersion des pots maintenus à 14°C en l'absence d'écorce diminue de moitié environ la croissance des plants et de 75 p. 100 celle des plants submergés en présence d'écorce ; la submersion des pots placés à 25°C arrête à peu près complètement la croissance des plantes qu'il y ait ou non présence d'écorce dans le substrat.

En résumé il apparaît donc qu'aux deux températures expérimentées, les jeunes plants de pêcher soumis à une submersion continue voient leur croissance inhibée et finissent par présenter des symptômes d'asphyxie caractéristiques ; la vitesse d'apparition de ces symptômes et leur intensité est cependant beaucoup plus grande à 25°C qu'à 14°C et l'addition d'écorce de pêcher, au substrat, a les mêmes conséquences qu'une augmentation de la température.

b) *Évolution de la quantité d'amygdaline dans les racines et la base des tiges.*

Elle est appréciée grâce à des dosages, réalisés après une certaine période de submersion, chez des plants témoins et chez des plants traités.

Cette étude est conduite aux deux températures (14 et 25°C).

Les dosages portent :

— sur la totalité du système radiculaire de chaque plant,

— sur la base de la tige (une longueur de 5 cm au-dessus du collet).

Les résultats sont groupés dans le tableau 6.

— D'une façon générale, la submersion du système radiculaire conduit à une baisse de la teneur en amygdaline aussi bien dans les racines que dans la base de la tige.

— L'effet de la température est très net surtout dans le cas des racines : si l'on considère le lot submergé, la diminution de la teneur en hétéroside passe de 5,90 à 100 p. 100 quand la température s'élève de 14 à 25°C.

— La présence de poudre d'écorce dans le sol accentue le phénomène : ainsi nous

TABLEAU 6

Évolution de la teneur en amygdaline dans les racines et la tige du Pêcher au cours d'une période de submersion.

	Amygdaline : teneur (en p. 100 de matière sèche)							
	Racines				Tige			
	14°C	Diminution en p. 100 du témoin	25°C	Diminution en p. 100 du témoin	14°C	Diminution en p. 100 du témoin	25°C	Diminution en p. 100 du témoin
Témoin (A)	1,17		0,99		0,307		0,210	
Submersion (B)	1,10	5,90	0	100	0,152	50,4	0,042	80,0
Submersion + écorce 305 (C)	0,50	57,0	0	100	0,075	75,0	0,016	92,0

notons à 14°C, une diminution de teneur de 57 p. 100 dans le lot avec écorce alors que celle-ci n'était que de 5,90 p. 100 dans le lot avec simple submersion.

— Si l'on considère les seuls témoins, non submergés, l'élévation de la température suffit à elle seule à entraîner une légère baisse de la teneur en amygdaline du végétal.

L'expérimentation réalisée ne permet pas de fournir une explication à cette baisse de la teneur en amygdaline dans les tissus des plants dont on a submergé les racines ; il peut y avoir, en effet, soit mort des tissus placés en anaérobiose, suivie d'une mise en contact de l'amygdaline et de l'émulsine, soit exsorption de l'amygdaline hors des tissus végétaux baignant dans un milieu aqueux ou encore mise en contact de l'émulsine et de l'amygdaline dans les tissus végétaux vivants à la suite d'une modification de leur métabolisme induite elle-même par l'existence des conditions d'anaérobiose (hypothèse de ROWE, 1966).

La première hypothèse qui tendrait à faire interpréter la baisse de la teneur en amygdaline du végétal comme une conséquence et non pas comme une des causes du phénomène d'asphyxie paraît assez peu vraisemblable car, comme on a pu le constater (tabl. 6) après ROWE, une chute de la teneur en amygdaline ne s'accompagne pas nécessairement de la mort du végétal ; il semblerait même exister une certaine relation inverse entre la teneur résiduelle de l'hétéroside et la gravité des symptômes : une telle variation continue serait plus difficile à concevoir si la chute de la teneur en amygdaline n'intervenait qu'après la mort des tissus.

Quoi qu'il en soit, sur un plan plus agronomique deux points méritent d'être soulignés :

1° Une période de submersion relativement brève conduit, si la température du sol est élevée pendant cette période, à une baisse importante de la teneur en amygdaline des plants submergés et à l'apparition chez ces derniers de symptômes d'asphyxie radiculaire très accusés.

2° La présence de résidus de racines de pêcher dans le sol où se produit la sub-

mersion exagère les symptômes d'asphyxie et leur rapidité d'apparition quelle que soit la température du substrat au cours de la submersion ; ce point avait déjà été souligné précédemment (SALESSES, JUSTE, 1970).

Il est indiscutable que la température intervient d'abord en réglant la quantité d'oxygène dissoute dans le milieu submergé et en aggravant ainsi, quand elle s'élève, le degré d'anaérobiose de ce milieu. Si l'on se réfère aux travaux de ROWE (1966), la température agirait aussi en favorisant à l'intérieur des tissus du végétal la mise en contact de l'émulsine et de l'amygdaline, lesquelles sont localisées dans un végétal placé en conditions normales d'aérobiose, dans des sites différents ; c'est d'ailleurs en faisant intervenir l'étroite dépendance qui existe entre la température et les mécanismes qui déterminent la mise en contact de l'amygdaline et de l'émulsine que l'auteur explique les différences de tolérances à l'asphyxie radiculaire entre Pêcher et Prunier notamment, cette mise en contact se produisant chez le Pêcher, contrairement au Prunier, pour des températures relativement basses.

Quelle que soit l'hypothèse à retenir, il est bien évident que si l'on attribue à l'hydrolyse enzymatique de l'amygdaline un rôle prépondérant dans les phénomènes d'asphyxie radiculaire, on est par là-même conduit à tenir compte de ce facteur température dont l'importance, comme on le sait, est essentielle dans la plupart des réactions enzymatiques.

2. — *Action de la température sur le dégagement de substances toxiques par des poudres d'écorce de divers pruniers, comparativement au Pêcher.*

A la suite des observations précédentes, nous avons donc été amenés à comparer les dégagements d'HCN provenant de macérations de poudre d'écorce de différents porte-greffes placés dans des conditions de températures extrêmes (10 et 25°C) que nous pouvons considérer comme très possibles dans le cas de sols destinés à la culture du Pêcher. Nous avons utilisé pour cela la technique décrite pour le dosage de l'amygdaline totale en plaçant les tubes à essai contenant les macérations de poudre d'écorce sans addition d'émulsine à ces deux températures pendant 16 heures.

TABLEAU 7

Influence de la température sur la quantité d'amygdaline hydrolysée chez divers porte-greffes macérant dans de l'eau.

	Quantité d'amygdaline hydrolysée (en p. 100 de la MS) à :		Coefficient d'accroissement de la quantité d'amygdaline hydrolysée quand la température s'élève de 10 à 25°C
	10°C	25°C	
GF 305	1,70	4,87	2,9
P. 1254	0,29	1,70	5,9
P. 1079	0,11	1,61	14,6
P. 18	0,17	0,96	5,6
GF 8-1	0,29	2,06	7,1
P. 1869	0,07	1,08	15,4

Les résultats qui figurent dans le tableau 7 mettent de nouveau l'accent sur le comportement très particulier du Pêcher qui réagit beaucoup moins que tous les pruniers à une élévation de température.

Il y a donc, de ce point de vue, une certaine convergence avec les résultats obtenus par ROWE ; à l'intérieur du groupe Prunier les réactions à une élévation de température sont extrêmement différentes selon les porte-greffes : on constate en particulier que pour *P. 1869* et *P. 1079* les dégagements d'HCN sont très faibles à 10°C et qu'ils sont beaucoup plus importants à cette même température pour *P. 18*, *P. 1254* et *GF 8-1*.

Il apparaît cependant fort difficile, dans ce groupe Prunier, de relier une sensibilité particulière à l'asphyxie à la propension de leurs écorces à libérer de l'acide cyanhydrique même aux faibles températures comme avait pu le faire ROWE (1966) en comparant un pêcher à un seul prunier appartenant à l'espèce diploïde *P. cerasifera* (myrobolan).

DISCUSSION ET CONCLUSION

La série des expériences qui viennent d'être décrites confirment que l'hydrolyse de l'amygdaline présente dans les racines de pêcher et de prunier et la production consécutive d'acide cyanhydrique sont très vraisemblablement impliquées dans les troubles de végétation communément désignés sous l'expression « asphyxie radiculaire », qui apparaissent chez les représentants des espèces soumises à une phase de submersion.

L'analogie des symptômes observés chez les arbres végétant sur un sol saturé d'eau et chez les arbres cultivés en solution hydroponique aérée enrichie en amygdaline et en émulsine, l'augmentation de la gravité des symptômes chez les arbres poussant sur un sol submergé enrichi en écorce de pêcher, et la diminution très marquée du taux de l'hétéroside cyanogénétique chez les plants ayant souffert d'asphyxie, constituent autant d'arguments en faveur de cette hypothèse.

Ces expériences ne permettent cependant pas de situer de manière précise le niveau où s'effectue l'hydrolyse des composés cyanogénétiques et la production d'HCN. Il est en effet possible, comme l'admet ROWE, que cette réaction se produise à l'intérieur même des tissus végétaux soumis à une phase d'anaérobiose : la diminution du taux d'amygdaline dans les racines et la partie inférieure des tiges de pêchers végétant sur un sol submergé, diminution, qui, comme nous l'avons observé, est d'autant plus importante que les symptômes d'asphyxie sont plus accusés, paraissent conformes à cette interprétation du phénomène ; cependant, comme nous l'avions suggéré lors de notre précédent travail (SALESSES, JUSTE, 1970), il est possible que les accidents observés résultent d'une hydrolyse de l'amygdaline se produisant dans le milieu de culture du végétal : l'exagération des symptômes quand on ajoute de la poudre d'écorce de pêcher au substrat, et leur apparition chez les plants cultivés dans un milieu hydroponique aéré enrichi en amygdaline et émulsine semblent étayer cette hypothèse.

Quoi qu'il en soit, il apparaît comme indiscutable que leur richesse en amygdaline explique la particulière gravité que revêtent chez certains *Prunus* les accidents de végétation consécutifs à une période de submersion de leur système radiculaire. A

cet égard, la très grande sensibilité du Pêcher à l'asphyxie radiculaire, comparée à celle des pruniers, est tout à fait conforme à cette théorie puisque c'est bien dans les écorces du Pêcher *GF 305* que l'on trouve à la fois les plus fortes teneurs en amygdaline et la plus grande aptitude à l'hydrolyse de ce composé. Par contre, cette relation est beaucoup plus difficile à mettre en évidence quand on compare entre eux les différents Pruniers ; si pour certains, en effet, il existe comme dans le cas de *P. 1869* une assez bonne convergence entre d'une part leur teneur relativement faible en amygdaline ou leur peu d'aptitude à l'hydrolyse et d'autre part leur tolérance à la submersion, il y a pour d'autres (comme par exemple le *GF 8-1*) absence évidente de corrélation ; dans ce cas, d'autres facteurs pourraient expliquer le comportement de ces porte-greffes vis-à-vis de l'asphyxie radiculaire. Une étude plus détaillée des déviations de métabolisme consécutives à la submersion du système radiculaire devrait permettre de préciser la nature de ces facteurs.

Reçu pour publication en avril 1971.

SUMMARY

RESEARCH ON RADICULAR ASPHYXIA OF STONE-FRUIT TREES II. — PEACH AND PLUM ROOT-STOCKS BEHAVIOUR ASSOCIATED WITH THE PRESENCE IN THEIR ROOTS OF CYANOGENIC SUBSTANCES AND WITH THE FACTORS INTERVENING IN THEIR HYDROLYSIS.

Similar symptoms were observed as result of root asphyxia on peach-trees, *GF 305*, and this same root-stock growing on hydroponic aerated solution containing bark powder of adult peach plants or a mixture of amygdaline and emulsine (fig. 1). This makes us to suppose that great susceptibility of this species to root asphyxia is in relation with the existence of important quantities of this heteroside in the roots.

The studies on the content of amygdaline in the bark of root of peach plants and of diverse plums whose capacity of resistance to root asphyxia is well known, allow to classify these root-stocks in four groups (tabl. 1).

The peach *GF 305*, representative of the species Peach, as a whole, is distinguished by its hight cyanogenic components content (6,85 p. 100).

The studies of certain factors which can influence the characters of phytotoxicity of bark and play a role during the submersion of root system, has permitted us to show that :

1. The pH has no effect,
2. The enzymatic activity can vary a lot, in different root-stocks (tables 3 et 4),
3. The temperature influences the speed of appearance and the acuteness of symptoms of root asphyxia (table 5).

The Peach-tree compared with Plum-trees, forms a separate class.

It is however difficult to establish a relation between these aforesaid characteristics of root barks and the susceptibility of the root systems to submersion among the various plum-trees studied. It is probable, in these species, that the tolerance to water excess depends upon some other factor whose nature remains to be precised.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

HUGUES P., 1968. Mise au point sur la toxicité des Sorghos fourragers et leur consommation en vert par le bétail. *Ann. Amélior. Plantes*, **16** (4), 423-451.

JUSTE C., SALESSES G., 1970. Suppression par le charbon végétal de l'effet phytotoxique dû aux substances volatiles émises par de la poudre d'écorce de pêcher (*P. persica*) macérant dans de l'eau. *C. R. Acad. Agric. France*, **56**, 657-660.

Rowe R. N., 1966. *Anaerobic metabolism and cyanogenic glycoside hydrolysis in differential sensitivity of peach, plum and pear roots to water-saturated conditions.* Thesis, 104 p. Ph. D., University of California, Davis.

Salesses G., Saunier R., Bonnet A., 1970. L'asphyxie radiculaire chez les arbres fruitiers. *Bull. Tech. Inform.*, **251**, 403-415.

Salesses G., Juste C., 1970. Recherches sur l'asphyxie radiculaire des arbres fruitiers à noyau. Rôle éventuel de certaines substances présentes dans les racines de pêcher, *P. persica*. *Ann. Amélior. Plantes*, **20** (1), 87-103.

Saunier R., 1966. Méthode de détermination de la résistance à l'asphyxie radiculaire de certains porte-greffes d'arbres fruitiers. *Ann. Amélior. Plantes*, **16** (4), 367-384.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (3) 281-285.

LE *GORA CHIRINE* VARIÉTÉ DE VIGNE IRANIENNE A FAIBLE TENEUR EN ACIDES ORGANIQUES DANS LES BAIES

D. BOUBALS, M. BOURZEIX * et J. GUITRAUD *

Station de Recherches viticoles,
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
34 - Montpellier

* *Station d'Œnologie et de Technologie végétale, I. N. R. A.,*
11 - Narbonne

RÉSUMÉ

La composition en acides organiques du jus des baies avant véraison et à maturité est étudiée chez le *Gora Chirine*. Il s'agit de la seule variété de vigne connue pour avoir des baies très peu acides.

Mots clés : *acidité, amélioration de la qualité, centre d'origine, chromatographie, description variétale, vigne, vinification.*

INTRODUCTION

Au cours d'une mission ampélographique en Azerbaïdjan iranien, D. BOUBALS et A. NAZEMILLE (1966) ont rencontré une variété de raisins de table le *Gora Chirine* qui constitue une curiosité ampélographique par le fait qu'elle n'accumule que très peu d'acides dans ses baies.

Avant que celles-ci aient véré, c'est-à-dire avant que la pellicule passe, selon les types, du vert à la couleur blanc jaunâtre ou rose qui apparaît au début de la période de maturation des baies, on constate en les goûtant qu'elles n'ont pas l'acidité très désagréable ressentie chez les autres variétés de *Vitis vinifera*. Par la suite, lorsque les baies sont mûres ou sur le point de l'être, on les trouve extrêmement douces et fades.

Le *Gora Chirine* est une variété rencontrée à l'état de traces, quelques souches isolées, dans les vignobles à raisins de table ou à sécher de l'Azerbaïdjan iranien. On n'en trouve jamais de parcelles entières.

Du point de vue ampélographique cette variété peut, d'après la forme et la texture de ses feuilles, être rattachée à la famille des *Kichmich* ou *Sultanine* (*Thompson Seedless* de Californie) dont l'Iran paraît être le centre d'origine et qui a dans ses vignobles plusieurs formes apparentées (D. BOUBALS et A. NAZEMILLE, 1966).

Les baies de *Gora Chirine* sont roses ou blanches selon les souches rencontrées dans les vignes. Elles sont de taille moyenne et leur pulpe est charnue comme les baies de *Sultanine*. Mais, contrairement à ce qui se passe dans les baies de cette dernière variété, les grains de raisins de *Gora Chirine* renferment des pépins.

La description ampélographique de cette variété a été effectuée d'après la méthode du registre ampélographique publié par l'Office international du Vin (D. BOUBALS et A. NAZEMILLE, 1966).

Cette description est la suivante :

Bourgeonnement : épanoui, duveteux, vert.

Jeunes feuilles du haut : étalées, aranéeuses, vertes.

Jeunes feuilles du bas : à nervures aranéeuses, à limbe glabre, plan et de couleur verte ; à pétiole glabre.

Rameau herbacé : à contour côtelé, partiellement aranéeux ; mérithalle et nœuds à dessus rayé de rouge et à dessous vert ; vrille verte ; bourgeons verts.

Fleur : hermaphrodite.

Feuille adulte : de dimension moyenne ; à limbe et nervures glabres sur la face supérieure et la face inférieure ; à limbe et lobes plans, à surface grossièrement bullée ; à nervures vertes sur les deux faces ; de couleur verte.

Pétiole : de longueur moyenne et glabre.

Grappe : de grande taille ; lâche ; à pédoncule visible ; à axe de la rafle non coloré.

Baie : de taille moyenne ; de couleur blanche ou rose ; de forme ovoïde ou troncovoïde ; à ombilic persistant ; à section transversale régulière ; à région ombilicale déprimée ; à jus incolore ; à peau épaisse ; à pulpe charnue ; à saveur très fade ; à pédicelle long et de couleur verte ; à bourrelet évident et de couleur verte ; à pinceau long et non coloré, de séparation difficile ; avec présence de pépins.

La feuille et la grappe de cette variété sont représentées sur les figures 1 et 2.

Après l'introduction en France du *Gora Chirine* et sa mise à fruit dans les collections de l'École nationale supérieure agronomique de Montpellier il a pu être procédé à une étude précise de la teneur en acides organiques des baies.

Pour réaliser une comparaison valable, la composition chimique du *Gora Chirine* a été établie concurremment à celle de la *Sultanine* cultivée dans les mêmes conditions.

TECHNIQUE

Les acides ont été identifiés après séparation par chromatographie monodimensionnelle sur couche de cellulose. Les teneurs individuelles ont été évaluées par photodensitométrie des taches.

La méthode (M. BOURZEIX, J. GUITRAUD, F. CHAMPAGNOL, 1970) dose les acides libres ou salifiés.

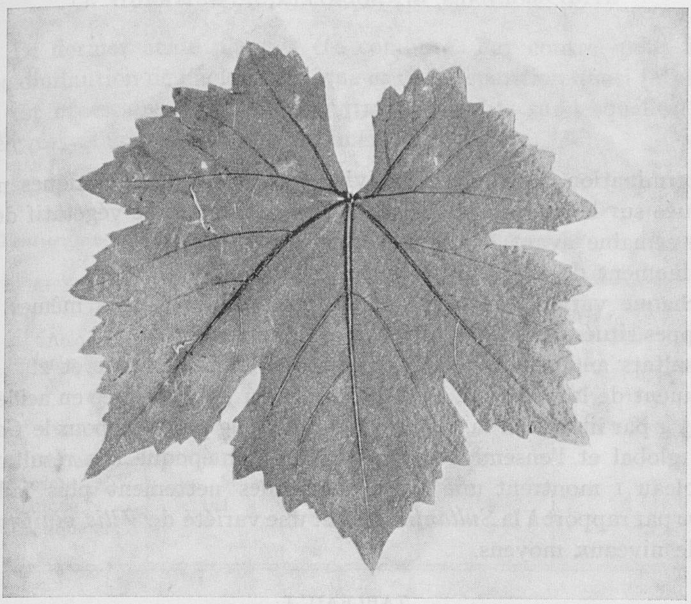


FIG. 1. — *Feuille d'herbier* (face inférieure) *de* Gora Chirine

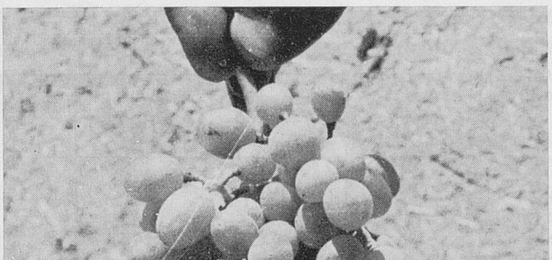


FIG. 2. — *Grappe de* Gora Chirine

RÉSULTATS

La détermination des teneurs individuelles en acides organiques non volatils a été effectuée sur le jus des baies à deux époques du cycle végétatif de la vigne :

— une semaine avant la véraison,

— au moment de la maturité (16 septembre 1969).

Pour chaque variété les prélèvements ont eu lieu sur les mêmes souches et sur des grappes situées au même niveau sur les rameaux.

Les résultats analytiques sont donnés dans les tableaux 1 et 2.

Au moment de la maturité, l'acidité totale du jus exprimée en acide sulfurique était de 3,85 g par litre pour la *Sultanine* et de 0,35 g par litre pour le *Gora Chirine*. Ce résultat global et l'ensemble par cépage et par époque des résultats indiqués dans le tableau 1 montrent une teneur en acides nettement plus faible chez le *Gora Chirine* par rapport à la *Sultanine* qui est une variété de *Vitis vinifera* à teneurs en acides de niveaux moyens.

TABLEAU 1

Teneurs en milliéquivalents de chaque acide par litre de jus

Acides (méq./l)	*Sultanine*		*Gora Chirine*	
	Avant véraison	A maturité	Avant véraison	A maturité
Tartrique	222	114,5	36	17,5
Citrique	10			
Malique	335	< 5	14	9
Lactique			6	

Dans le tableau 1 on remarque qu'avant véraison le jus des baies de *Gora Chirine* ne renferme pas d'acide citrique, mais que, par contre, il paraît y avoir un acide se situant sur les chromatogrammes au niveau de localisation de l'acide lactique. On ne retrouve plus ce dernier au moment de la maturité.

DISCUSSION

Sur le plan physiologie de la baie, le *Gora Chirine* est donc une variété de vigne vraiment extraordinaire. C'est bien la première fois que l'on rencontre un tel cépage dans l'espèce *Vitis vinifera*.

Si nous considérons le tableau 2 qui indique la teneur en acides indépendamment de l'apport d'eau dans le grain au moment de la maturation, on constate que pour le *Gora Chirine* les teneurs en acide tartrique et malique sont restées à peu près

constantes. Le dernier acide n'a pas été comburé. Par contre, pour la *Sultanine* il y a eu une diminution de l'acide tartrique et une disparition quasi totale de l'acide malique. Il est nécessaire d'indiquer ici que les souches sur lesquelles les grappes ont été prélevées étaient des plantes jeunes mais faibles.

TABLEAU 2

Teneurs en milliéquivalents de chaque acide par kilogramme de raisins

Acides (méq./kg)	*Sultanine*		*Gora Chirine*	
	Avant véraison	A maturité	Avant véraison	A maturité
Tartrique	107	69	10	10
Citrique	5			
Malique	161	—	4	5
Lactique			2	

Sur le plan génétique le *Gora Chirine* est une variété qui présente une accumulation d'acides organiques totalement différente de ce que l'on rencontre habituellement chez *V. vinifera*. Elle peut présenter de l'intérêt d'une part dans les recherches sur le métabolisme chez la vigne, et d'autre part en tant que géniteur éventuel dans des croisements pour obtenir des variétés fournissant des moûts naturellement peu acides.

Reçu pour publication en mars 1971.

SUMMARY

GORA CHIRINE, VARIETY OF IRANIAN VINE WITH A LOW ORGANIC ACIDS CONTENT IN THE GRAPES

The authors studied the organic acids make-up of the grape of the *Gora Chirine* vine variety. This is a variety grown in Iran in the Azerbaïdjan region and is used as a table grape. From the botanical point of view, *Gora Chirine* belongs to the *Kichmich* or *Sultanine* family.

Very before maturation, *Gora Chirine* grapes have a very low acid content.

Identification and dosage of tartaric and malic acids show extremely low contents, never before encountered in cultivated varieties of vines.

Gora Chirine may be useful for vine metabolism studies and as genitor for obtaining varieties with a naturally low acid content.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOUBALS D., NAZEMILLE A., 1966. La viticulture de l'Azerbaïdjan iranien. *Ann. Éc. Nation. Sup. Agron., Montpellier*, **31** (1), 1-108.

BOURZEIX M., GUITRAUD J., CHAMPAGNOL F., 1970. Identification des acides organiques et évaluation de leurs teneurs individuelles dans les jus de raisin et les vins par chromatographie et photodensitométrie. *J. Chromatograph.*, **50** (1), 83-81.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (3) 287-301.

ÉTUDE AGRONOMIQUE ET TECHNOLOGIQUE DE QUELQUES VARIÉTÉS DE FRAMBOISIER

J. DUCLOS, P. DUPUY et B. LANTIN *

Station de Technologie des Produits végétaux,
Centre de Recherches, I. N. R. A.,
21 - Dijon

** Station de Recherches d'Arboriculture fruitière, I. N. R. A.,*
Domaine de Bois-l'Abbé, 49 - Beaucouzé

RÉSUMÉ

Le comportement agronomique et la composition des fruits de 18 variétés de framboisier cultivées à la Station d'Arboriculture fruitière d'Angers ont été comparés pendant deux ans. Les rendements mesurés en 1969 sur 10 mètres de haie vont de 65 kg pour *Malling Exploit* à 17 kg pour *Radboud*. La composition des fruits a été étudiée en vue de leur transformation industrielle : rendement en jus, résidu solide, teneur en sucre, acidité, coloration, teneur en pectines. Ces caractères varient dans des proportions très importantes. Des différences sont également enregistrées d'une année à l'autre mais le classement reste généralement le même. Les résultats acquis sur des lots de fruits d'une seule origine n'étant pas transposables à d'autres situations, on élargira cette étude à deux autres régions de production : Côte-d'Or et Haute-Savoie.

Mots clés : *acidité, composition chimique, framboisier, pigments, sucre, technologie, variétés.*

I. — INTRODUCTION

La framboise devient de plus en plus un fruit d'industrie traité en produit surgelé, en jus ou en arômes. La composition des fruits des diverses variétés n'est pas étrangère à leur aptitude plus ou moins bonne à telle ou telle utilisation. En 1968 et 1969, 18 variétés implantées à Angers ont été analysées de façon à déterminer les principaux constituants de la drupe. Cette étude technologique préliminaire devrait par la suite aboutir à une définition plus rigoureuse des critères variétaux à retenir pour satisfaire tel ou tel débouché industriel.

L'intérêt d'une variété dépendra évidemment des aptitudes technologiques de ses fruits mais également de son comportement sur le plan agronomique. Nous nous efforcerons de faire successivement le point sur ces deux aspects culturaux et analytiques pour le groupe de variétés retenues dans cette étude.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — *Matériel végétal*

1. *Classification des variétés.*

Les variétés de framboisier étudiées ne représentent qu'une faible partie des variétés existantes : Knight en 1955 en dénombre déjà 334. Elles peuvent être classées en 3 groupes en fonction de leur mode de fructification.

Les variétés non remontantes fructifient exclusivement sur les tiges de l'année précédente. Elles ont un cycle de végétation bisannuel et une seule période de récolte. Les cueillettes s'échelonnent de mi-juin à mi-juillet.

Les variétés occasionnellement remontantes se distinguent du groupe précédent par l'apparition tardive en automne d'une seconde floraison sur les tiges de l'année. Malheureusement, sous nos climats, cette production n'arrive pas à maturité ou dans des proportions minimes de 10 à 15 p. 100. Généralement les gelées de novembre détruisent cette espérance de seconde récolte. Nous classerons sous cette rubrique les variétés *Lloyd George* et *Puyallup* et nous les considérerons, pour les études de rendement, comme appartenant au premier groupe.

Les variétés remontantes ou bifères donnent deux productions successives : la première en juin-juillet sur les tiges de l'année précédente, la deuxième en septembre-octobre sur les pousses de l'année.

2. *Origine génétique.*

Le tableau 1 précise, dans la mesure où elle nous est connue, l'origine des variétés étudiées. Elles proviennent soit de semis de hasard soit de croisements intervariétaux au sein de l'espèce *Rubus idaeus* L.

3. *Plantation. Mode de culture.*

Une première plantation effectuée au cours de l'hiver 1965-1966 fournit les échantillons analysés en 1968. Les mêmes souches furent reprises au printemps 1968 pour constituer une nouvelle collection en milieu plus favorable. Cette seconde plantation fournit les échantillons de 1969. Les deux parcelles diffèrent essentiellement quant à la qualité du sol. La première présentait un sol peu profond, très argileux, compact et asphyxiant. La seconde a un sol beaucoup plus profond, perméable, constitué d'argile de colluvionnement et de sables grossiers. Le pH dans les deux cas était à l'origine voisin de 6,0.

L'expérimentation de chaque variété se fait sur 10 m de haie continue palissée verticalement sur trois étages. L'espacement entre les lignes est de 2,5 m et une densité de 10 cannes au mètre linéaire est conservée au moment de la taille d'automne après la récolte.

Pour les variétés remontantes nous avons constaté de grandes différences de qualité entre les deux récoltes successives, la seconde étant nettement supérieure. Nous avons cherché à favoriser la production d'automne par une technique culturale simple et déjà souvent pratiquée. Celle-ci consiste à supprimer la totalité des tiges au cours de l'hiver. Ainsi nous augmentons le rendement global de la plantation et nous avançons de deux à trois semaines la récolte automnale attendue.

4. *Observations effectuées.*

Les observations ont d'abord porté sur les stades phénologiques. Nous avons retenu pour le débourrement par analogie avec les autres espèces fruitières, le stade O_1 où le bourgeon développé laisse apparaître une première feuille. La floraison est notée lorsqu'une fleur est épanouie sur l'ensemble des rameaux fructifères (F_1). Les récoltes sont assurées trois fois par semaine, de la mi-juin au début d'août. A chaque récolte et pour chaque variété, un échantillon de 10 fruits est pesé de façon à noter l'évolution du poids moyen du fruit. Pour simplifier la présentation des chiffres de rendement tout en conservant une indication sur la précocité ou la tardivité relative de telle ou telle variété, nous sommes amenés à ne faire figurer dans les tableaux que la production globale hebdomadaire. Parallèlement aux récoltes, quelques observations ont été faites concernant la sensibilité plus ou moins grande des fruits aux conditions climatiques ou aux parasites.

TABLEAU I

Origine, obtenteur et année d'obtention des variétés étudiées

Dénomination variétale	Origine génétique	Obtenteur	Année d'obtention
Variétés non remontantes			
I. S. N. R.	Inconnue	I. N. R. A. — Angers. Variété non identifiée, en mélange dans *Indian Summer* (N. L.)	(1967) —
Jochem Roem	Non précisée		1932
Malling Enterprise	*Preussen* × (*Lloyd George* × *Pyne's Royal*)	Grubb — East Malling Res. Sta. (G.-B.)	1937
Malling Exploit	*Newburgh* × (*Lloyd George* × *Pyne's Royal*)	— —	1932
Malling Jewel	*Preussen* × (*Lloyd George* × *Pyne's Royal*)	— —	1933
Malling Landmark	*Preussen* × Baumforth's seedlings A	— —	1937
Malling Promise	*Newburgh* × (*Lloyd George* × *Pyne's Royal*)	— —	—
New Washington	*Cuthbert* × *Lloyd George*	Western Wash. Exp. Sta. (U. S. A.)	—
Norfolk Giant	Inconnue	Variété trouvée dans un jardin à Norfolk	1946
Radboud	Non précisée	Dr. I. Rietsema — Breda (N. L.)	—
Rose d'Arcenant	Inconnue	Variété locale française	—
Schoenemann	Non précisée	Allemagne	
Variétés occasionnellement remontantes			1919
Lloyd George	Inconnue — Semis de hasard	Trouvé dans un bois du Kent (G.-B.)	—
Puyallup	*Washington* × *Taylor*	Western Wash. Exp. Sta. (U. S. A.)	
Variétés remontantes			—
Bois Rouge	Inconnue	Variété locale française	
Heytor	Inconnue	—	
Hugeness = *Zeva remontante*	Non précisée	Koebel et Fuchs — Station fédérale de recherches de Wâdenswill (CH.)	—
Indian Summer	(*Empire* × *Herbert*) × *Lloyd George*		
September	*Marcy* × *Ranere*	R. Wellington Agr. Expt Sta. Geneva — N. Y. (U. S. A.)	— —
		Agr. Expt Sta. Geneva — N. Y. (U. S. A.)	

B. — *Méthodes analytiques*

1. *Préparation des échantillons pour analyse.*

Pour chaque variété, il est cueilli de 2 à 4 échantillons aussi homogènes que possible pendant la période de grande production. Les fruits destinés aux analyses biochimiques sont conservés par le froid. La congélation se fait sur place, immédiatement après la cueillette ; pour cela, un montage de campagne a été réalisé. Les framboises sont disposées séparément sur des plateaux grillagés qui sont introduits dans un bac isotherme renfermant de la glace carbonique. Un ventilateur assure l'homogénéisation de la température qui atteint — 60°C en une heure environ. Les échantillons sont ensuite mis dans des sachets hermétiques en papier plastifié autosoudable et conservés dans un congélateur à — 22°C.

Nous avons été amenés à standardiser les techniques analytiques afin de pouvoir comparer systématiquement les résultats d'un grand nombre d'échantillons des différentes variétés pendant plusieurs années.

2. *Extraction du jus.*

Un poids connu de 30 g environ de chaque échantillon est mis à décongeler dans le bol d'un mixer à température ambiante. Après 2 minutes de broyage à vitesse réduite (Omni Mixer Sorvall), on centrifuge pendant 10 minutes à 25 000 *g* (centrifugeuse Sorvall RC-2 B). Le volume du jus ainsi recueilli s'exprime en ml/kg de fruit. Ce jus servira ensuite aux divers dosages.

3. *Résidu sec insoluble dans l'eau.*

Le culot de centrifugation est lavé deux fois par remise en suspension dans l'eau distillée et centrifugation. Les eaux de rinçage sont récupérées pour doser les sucres et les acides restant. Après étalement du culot sur les parois d'une capsule en aluminium, la dessiccation se fait à l'étuve pendant 15 heures à 90°C, puis au dessiccateur sous vide pendant 3 heures. Le poids sec ainsi déterminé est exprimé en g/kg de fruit.

4. *Sucres.*

Nous avons utilisé la méthode de dosage colorimétrique à l'anthrone qui se prête bien aux analyses en série. En milieu sulfurique et à chaud, il y a déshydratation des hexoses en hydroxyméthyl furfural qui réagit avec l'anthrone pour donner une coloration verte dont on mesure l'absorption à 620 mμ (HAAS et FLEISCHMAN, 1958 ; GUIMBERTEAU, 1960). L'anthrone commercial doit être préalablement purifié par cristallisation dans le benzène et l'éther de pétrole. La quantité de sucres totaux est exprimée en g de saccharose/litre de jus d'extraction et en g de saccharose/kg de fruit (dans cette dernière donnée sont aussi considérés les sucres dosés dans les eaux de lavage du culot de centrifugation).

Le taux de ces différents sucres a été déterminé sur quelques variétés par des méthodes chimiques. Les sucres réducteurs et non réducteurs sont dosés avant et après hydrolyse acide par la méthode de Bertrand. Le glucose est dosé séparément du fructose car il est oxydable par l'iode en milieu alcalin alors que le fructose ne l'est pas.

5. *Acidité et pH.*

Le pH et l'acidité du jus sont mesurés au pHmètre-titrimètre (Radiometer). L'acidité, titrée par la soude jusqu'à pH 8,4, est exprimée en g d'acide citrique/l de jus. On calcule l'acidité par kg de fruit en tenant compte de l'acidité contenue dans les eaux de lavage du culot de centrifugation.

6. *Acides organiques.*

La nature des divers acides organiques est déterminée par chromatographie en couche mince sur polycarbonate de phénylpropane (K. 511 V-Eastman Chromagram), selon la technique proposée par MONTIES et BIDAN (1967). Nous avons recherché l'existence des acides citrique, malique, tartrique et succinique.

7. *Pigments colorés.*

La densité optique du jus d'extraction est mesurée au maximum d'absorption (515-520 mμ) au moyen d'un spectrophotomètre (Cary 15) muni d'une cuve de 0,2 cm d'épaisseur. Les jus très

colorés doivent être préalablement dilués par l'eau distillée. Comme les variations de la densité optique sont linéaires jusqu'à des dilutions au 1/4, on peut ensuite ramener les résultats au jus non dilué.

Les différents pigments colorés sont séparés par chromatographie en couche mince de cellulose et développement par HCl normal. Au préalable, les pectines sont éliminées par précipitation à l'alcool. Pour le dosage des différents pigments, nous avons utilisé la densitométrie par transmission des chromatogrammes à l'appareil « Chromoscan », à 520 mμ. Chacun est exprimé en p. 100 des pigments totaux.

L'identification des différents pigments a été abordée en nous inspirant des travaux généraux sur la chromatographie et les spectres d'absorption appliqués à l'étude des anthocyanes, en particulier HARBORNE (1958) et RIBÉREAU-GAYON (1969).

8. *Substances pectiques.*

Le dosage des substances pectiques par une méthode colorimétrique au carbazol nécessite une extraction et une purification préalables à partir du fruit.

Les substances pectiques totales sont isolées et purifiées par précipitation à l'alcool. Ensuite les différentes formes sont successivement séparées par extractions sélectives et dosées.

a) *Précipitation et extraction.*

Nous avons adapté aux framboises la méthode décrite par ROUSE et ATKINS (1955). La précipitation par l'alcool a pour but d'éliminer les substances qui peuvent interférer lors de la réaction colorimétrique (sucres). Le culot est lavé deux fois par remise en suspension dans l'eau et précipitation par l'alcool. Les différentes formes de pectines sont ensuite séparées par extractions sélectives successives :

1º *Par l'eau :* extraction des acides pectiniques et pectinates formés d'acides galacturoniques plus ou moins estérifiés par le méthanol.

2º *Par l'oxalate d'ammonium* à 0,75 p. 100 : qui solubilise les acides pectiques et pectates (non méthylés) en complexant les ions Ca^{++} et Mg^{++}.

3º *Par NaOH* (0,05 N) qui libère la protopectine et l'hydrolyse en acide galacturonique.

Cette méthode a été retenue de préférence à celle de MCCREADY et MCCOMB (1952) au versène-pectinase, car elle se prête mieux aux analyses en série des différentes fractions.

b) *Dosage colorimétrique.*

L'acide galacturonique des trois extraits est dosé par colorimétrie d'après la réaction de Dische au carbazol.

La méthode utilisée est celle de MCCOMB et MCCREADY (1952). Nous avons aussi tenu compte des modifications apportées par ROUSE et ATKINS (1955) qui la rendent plus précise, comme le rapportent LENGES *et al.* (1969).

Au préalable, les extraits à l'eau et à l'oxalate sont additionnés de soude pour libérer les molécules d'acide galacturonique de leurs esters méthyliques qui abaisseraient de 20 p. 100 le rendement de la réaction colorimétrique (MCCOMB et MCCREADY, 1952).

Les résultats sont exprimés en g d'anhydride galacturonique/kg de fruit.

III. — RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

A. — *Résultats culturaux*

1. *Débourrement. Floraison.*

Par rapport à l'ensemble des petits fruits, le Framboisier est une espèce à débourrement très tardif, ce qui limite les risques de gelée printanière. Les premières fleurs dans la région n'apparaissent que début mai au plus tôt (tabl. 2).

2. *Rendement et précocité.*

La nouvelle plantation ayant eu lieu au cours de l'hiver 1967-1968, la production de 1968 est trop faible et ne peut être prise en considération car les plants n'avaient

pas encore atteint leur stade de développement optimal. Comme l'allure de la production est la même pour les deux années, nous donnerons seulement les résultats de la récolte 1969 pour 10 m de haie continue.

TABLEAU 2

Dates de débourrement et de floraison
(moyenne 1968-1969)

Variété	Débourrement	Floraison	Variété	Débourrement	Floraison
I. S. N. R.	21/3	15/5	*Radboud*	27/3	15/5
Jochem Roem	24/3	15/5	*Rose d'Arcenant*	24/3	15/5
M. Enterprise	27/3	15/5	*Schoenemann*	27/3	17/5
M. Exploit	11/3	10/5			
M. Jewel	21/3	15/5	*Lloyd George*	9/3	7/5
M. Landmark	21/3	15/5	*Puyallup*	24/3	10/5
M. Promise	21/3	10/5			
New Washington	19/3	17/5	*Bois Rouge*	9/3	12/5
Norfolk Giant	1/4	19/5	*Heytor*	11/3	3/5
			Hugeness	21/3	10/5
			Indian Summer	21/3	3/5
			September	11/3	3/5

TABLEAU 3

Production 1969 des variétés non remontantes

Variété	Production hebdomadaire * (kg)									Rendement global (kg)	Classement des variétés	Poids moyen des fruits (g)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9			
I. S. N. R.	—	0,4	3,9	7,4	*8,3*	4,9	1,3	—	—	26,2	11	2,9
Jochem Roem	—	0,3	3,1	7,5	*13,9*	10,8	6,9	3,0	0,4	45,9	3	4,6
Malling Enterprise	—	2,7	*8,7*	4,5	1,4	0,5	—	—	—	17,8	13	4,0
Malling Exploit.........	0,1	3,9	12,6	*22,1*	18,0	6,6	1,3	—	—	64,6	1	5,3
Malling Jewel	—	0,7	7,0	*16,3*	9,2	3,0	0,9	—	—	37,1	6	3,5
Malling Landmark	—	0,6	4,1	8,9	*14,3*	8,2	4,5	1,5	—	42,1	5	3,8
Malling Promise	0,2	5,5	*8,8*	8,4	5,0	1,2	0,2	—	—	29,3	8	3,9
New Washington	—	0,8	3,4	5,2	*13,9*	13,2	8,5	4,8	0,4	50,2	2	2,0
Norfolk Giant	—	—	0,7	2,9	*7,2*	5,5	5,2	4,8	1,1	27,4	10	2,9
Radboud	—	—	1,1	3,8	*4,3*	3,2	2,6	1,8	0,4	17,2	14	3,8
Rose d'Arcenant........	—	—	0,4	3,6	*8,2*	5,4	2,6	1,6	0,4	22,2	12	1,9
Schoenemann	—	—	0,3	2,1	*8,5*	7,5	5,4	3,9	0,5	28,2	9	3,6
Lloyd George	—	2,4	13,6	*15,4*	9,4	9,4	0,4	—	—	45,6	4	3,4
Puyallup	—	0,4	3,8	5,0	*11,4*	6,2	3,2	0,4	—	30,4	7	3,6

* Dates limites de production : 12 juin-12 août.

a) *Variétés non remontantes.*

Le tableau 3 permet de classer ces variétés en fonction de leur rendement et de leur précocité. Les variétés les plus productives sont : *Malling Exploit* (65 kg), *New Washington* (50 kg), *Jochem Roem* et *Lloyd George* (46 kg). Par contre, *Radboud* ne produit que 17 kg et *Rose d'Arcenant* 22 kg, cette dernière variété originaire de Bourgogne n'étant pas bien adaptée en Maine-et-Loire.

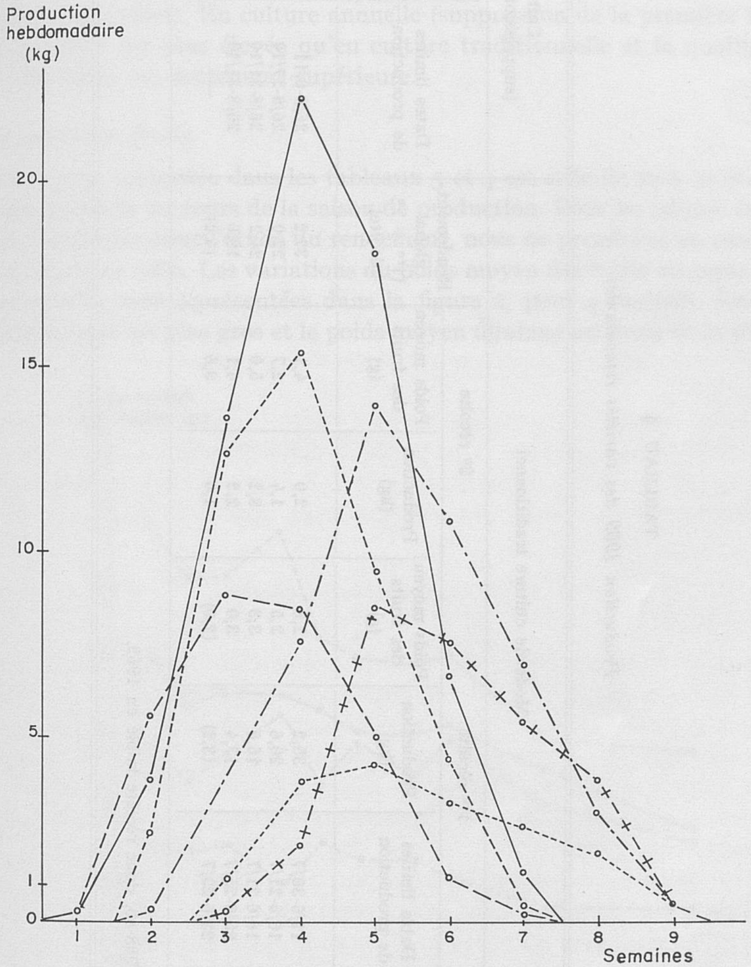


FIG. 1. — *Rendement, précocité et étendue de la production 1969 de quelques variétés non remontantes*

(Dates limites de production : 12 juin-12 août)

Malling Exploit ———
Malling Promise — — —
Lloyd George - - - -
Jochem Roem - — - —
Schoenemann + — +
Radboud - - - - - - -

TABLEAU 4

Production 1969 des variétés remontantes

Variétés classées dans l'ordre de précocité décroissante	Mode de culture traditionnel						Culture annuelle (suppression de la 1re récolte)		
	1re récolte			2e récolte		Rendement global (1re + 2e récolte)			
	Dates limites de production	Production (kg)	Poids moyen des fruits (g)	Production (kg)	Poids moyen des fruits (g)		Dates limites de production	Production (kg)	Poids moyen des fruits (g)
September	11/6-30/7	35,2	2,8	2,0	4,1	37,2	26/8-6/11	39,8	3,3
Heytor	16/6-21/7	20,6	2,5	1,4	2,7	22,0	26/8-27/10	26,2	2,7
Hugeness	16/6-21/7	16,0	3,3	8,2	5,0	24,2	26/8-31/10	38,8	3,8
Bois rouge	23/6-25/7	17,4	3,0	2,2	4,1	19,6	26/8-31/10	28,0	3,4
Indian Summer * ...	23/6-23/7	(3,2)	(2,0)	1,0	3,6	(4,2)	—	—	—

* Plantation hiver 1968-69, donc récolte faible en 1969.

La figure 1 nous donne une idée de la précocité relative et de l'étendue de la période de production pour différents types de variétés. La variété *Malling Exploit* présente à la fois une récolte bien groupée, les fruits les plus gros et le rendement le plus élevé.

b) *Variétés remontantes.*

Les variétés remontantes peuvent être classées dans l'ordre de précocité (tabl. 4). *September* qui est la plus précoce, possède aussi une période de production très étendue (de mi-juin à fin juillet). En culture annuelle (suppression de la première récolte) la production totale est plus élevée qu'en culture traditionnelle et la qualité organoleptique des fruits est nettement supérieure.

3. *Poids moyen des fruits.*

La moyenne rapportée dans les tableaux 3 et 4 est celle de 20 à 30 échantillons de 10 fruits prélevés au cours de la saison de production. Pour les mêmes raisons que nous avons exposées pour l'étude du rendement, nous ne prendrons en considération que les résultats de 1969. Les variations du poids moyen des fruits au cours des cueillettes successives sont représentées dans la figure 2, pour 4 variétés. Les premiers fruits récoltés sont les plus gros et le poids moyen diminue au cours de la production.

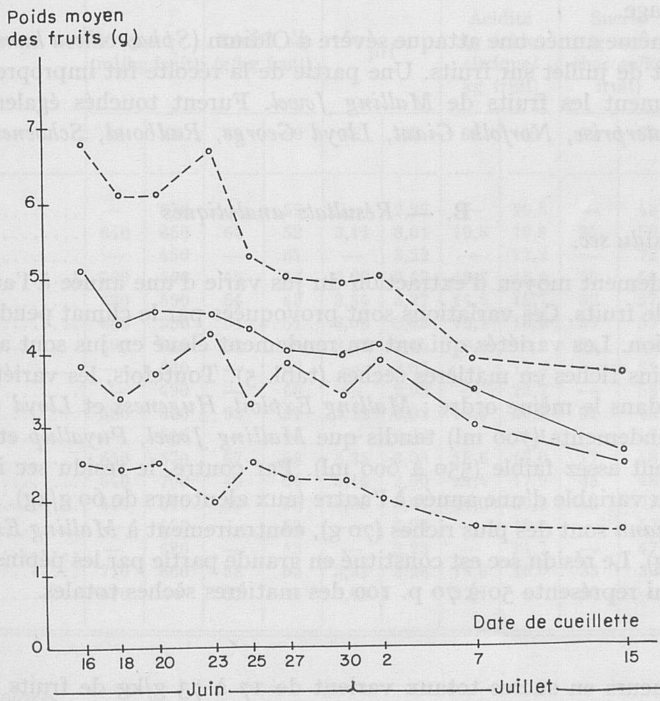


FIG. 2. — *Évolution du poids moyen des fruits au cours de la production 1969*

——— *Malling Exploit*
– – – – *Malling Promise*
—— —— *Lloyd George*
—·—·— *New Washington*

Les variétés qui produisent le plus comme *Malling Exploit* et *Jochem Roem* donnent aussi les plus gros fruits (5 g) à l'exception de *New Washington* qui, se classant 2e pour les rendements, présente des fruits très petits (2 g), surtout en fin de production.

En ce qui concerne les variétés remontantes, le poids moyen du fruit est supérieur pour les récoltes d'automne portées par des cannes jeunes et toujours bien alimentées (tabl. 4).

4. *Sensibilité aux parasites ou accidents climatiques.*

Au cours de nos observations, nous avons noté un certain nombre d'accidents affectant plus ou moins telle ou telle variété. Il est à remarquer que l'année 1968 se caractérise par un printemps et un été relativement frais et très pluvieux. Par contre, 1969 fut chaud et sec de juin à fin octobre et le déficit hydrique dut être compensé par des irrigations en juillet et août.

En 1968, lors de journées orageuses très ensoleillées, nous avons noté des dégâts fréquents dus au soleil sur les fruits de *Puyallup, Rose d'Arcenant, Malling Promise, Malling Landmark* et *Jochem Roem.*

En 1969 une attaque tardive de Rouille (*Phragmidium rubiidaei*) a affecté principalement *Lloyd George, Schoenemann* et plus légèrement *Malling Enterprise, Malling Landmark* et *I. S. N. R.* Les autres variétés ne portaient que quelques taches sur le feuillage.

Cette même année une attaque sévère d'Oïdium (*Sphaerotheca humuli*) se déclara dès le début de juillet sur fruits. Une partie de la récolte fut impropre à la vente et particulièrement les fruits de *Malling Jewel.* Furent touchés également ceux de *Malling Enterprise, Norfolk Giant, Lloyd George, Radboud, Schoenemann* et *Bois Rouge.*

B. — *Résultats analytiques*

1. *Jus et résidu sec.*

Le rendement moyen d'extraction du jus varie d'une année à l'autre, de 580 à 700 ml/kg de fruits. Ces variations sont provoquées par le climat pendant la période de maturation. Les variétés qui ont un rendement élevé en jus sont aussi celles qui sont les moins riches en matières sèches (tabl. 5). Toutefois, les variétés se classent à peu près dans le même ordre : *Malling Exploit, Hugeness* et *Lloyd George* ont les meilleurs rendements (700 ml) tandis que *Malling Jewel, Puyallup* et *Radboud* ont un rendement assez faible (550 à 600 ml). Par contre, le résidu sec insoluble dans l'eau est peu variable d'une année à l'autre (aux alentours de 60 g/kg). *Malling Jewel* et *Schoenemann* sont des plus riches (70 g), contrairement à *Malling Exploit* et *Lloyd George* (50 g). Le résidu sec est constitué en grande partie par les pépins (25 à 60 g/kg fruit), ce qui représente 50 à 70 p. 100 des matières sèches totales.

2. *Sucres.*

Les teneurs en sucres totaux varient de 17 à 73 g/kg de fruits frais selon les variétés et les récoltes (tabl. 5). Les teneurs de 1968 sont plus faibles que celles de 1969, variations en sens contraire du rendement en jus. Les variétés se classent sensiblement dans le même ordre pendant les deux années. De grandes différences séparent les plus riches (*Puyallup*) des plus pauvres (*Radboud, Hugeness*).

Dans la variété *Rose d'Arcenant*, les sucres sont constitués en majeure partie par 80 p. 100 de sucres réducteurs (glucose et fructose en quantités égales) et par 20 p. 100 de saccharose. Sur d'autres variétés, LEINBACH *et al.* (1951) trouvent que les sucres réducteurs représentent 50 à 80 p. 100 des sucres totaux.

3. *Acidité.*

Quelle que soit la variété, la quasi-totalité des acides organiques est représentée par l'acide citrique et un peu d'acide malique. L'acidité totale varie avec les variétés et l'année de récolte (tabl. 5). Elle est en moyenne plus forte en 1968 qu'en 1969 : 19,5 contre 17,5 g d'acide citrique/kg de fruit. La variété la moins acide est *Malling Jewel* (15 g) et la plus acide est *Puyallup* (22,5 g). Les pH oscillent entre 2,9 et 3,3. Ils sont plus élevés en 1968 qu'en 1969. Si nous comparons l'acidité totale et les pH, les variétés sont très différentes : *Malling Jewel* possède l'acidité la plus faible et le pH le plus fort pour les deux récoltes, tandis que *Puyallup* qui est la plus acide présente un pH moyen.

TABLEAU 5

Composition des variétés récoltées à Angers en 1968 et 1969

Variété	Jus (ml/kg fruit)		Résidu sec (g/kg fruit)		pH		Acidité (g acide citrique/ kg fruit)		Sucres (g saccharose/kg fruit)		Sucres / Acidité	
	68	69	68	69	68	69	68	69	68	69	68	69
I. S. N. R.	—	670	—	59	—	2,89	—	20,5	—	48	—	2,3
Jochem Roem	640	650	64	52	3,11	3,01	19,8	19,8	34	50	1,7	2,5
M. Enterprise	—	450	—	61	—	3,22	—	12,2	—	72	—	5,9
M. Exploit	700	640	45	56	3,09	3,17	19,2	16,0	45	56	2,3	3,5
M. Jewel	630	590	66	63	3,34	3,27	14,4	15,7	32	57	2,2	3,6
M. Landmark	650	550	54	51	3,06	3,03	19,2	16,6	39	59	2,0	3,5
M. Promise	690	640	54	59	3,23	3,15	19,8	16,0	35	55	1,8	3,4
New Washington	—	630	—	62	—	3,05	—	17,3	—	81	—	4,7
Norfolk Giant	—	490	—	68	—	2,93	—	23,7	—	56	—	2,4
Radboud	580	600	92	57	3,26	3,02	18,9	20,2	31	49	1,6	2,4
Rose d'Arcenant	—	610	—	65	—	2,86	—	21,1	—	47	—	2,2
Schoenemann	650	570	67	58	3,35	3,08	16,6	17,0	17	48	1,0	2,8
Lloyd George	640	700	49	54	3,16	3,00	21,4	17,9	35	48	1,6	2,7
Puyallup	640	540	59	56	3,08	3,07	24,0	20,8	43	73	1,8	3,5
Bois Rouge	—	650	—	53	—	2,92	—	19,5	—	57	—	2,9
Heytor	—	680	—	53	—	3,23	—	14,7	—	47	—	3,2
Hugeness	710	660	58	62	3,32	3,26	18,6	16,0	33	32	1,7	2,0
Indian Summer	670	—	57	—	3,09	—	22,1	—	32	—	1,4	—

4. *Pigments colorés.*

L'intensité de la coloration des jus varie d'une année à l'autre dans les rapports de 1 à 3 en 1968 et de 1 à 4 en 1969 (tabl. 6). Les variétés récoltées en 1969 sont en moyenne plus colorées mais la classification des variétés suivant l'intensité colorante

ne varie pas. Ainsi, on peut dire que les *Malling*, surtout *Malling Landmark* sont les moins colorées, tandis que les variétés *Schoenemann* et *Puyallup* présentent une densité optique de 3 à 4 fois plus forte.

TABLEAU 6

Densité optique du jus et pourcentage relatif des pigments des variétés récoltées à Angers en 1968 et 1969

Variété	Densité optique du jus		Pourcentage relatif des pigments (Rf A < Rf D)							
			A		B		C		D	
	68	69	68	69	68	69	68	69	68	69
I. S. N. R.	—	2,8	—	14	—	12	—	51	—	23
Jochem Roem	2,2	2,2	24	21	9	11	52	53	15	15
M. Enterprise	—	1,7	—	23	—	14	—	44	—	19
M. Exploit	1,9	1,2	27	26	0	0	73	74	0	0
M. Jewel	1,3	1,5	31	22	10	12	45	48	14	18
M. Landmark	0,9	1,1	21	12	36	28	18	26	25	34
M. Promise	2,2	2,1	23	25	0	0	77	75	0	0
New Washington	—	2,3	—	24	—	0	—	76	—	0
Norfolk Giant	—	2,7	—	15	—	9	—	46	—	30
Radboud	1,8	2,2	30	22	16	19	35	38	19	21
Rose d'Arcenant	—	1,4	—	17	—	13	—	37	—	33
Schœnemann	2,8	3,6	22	25	18	18	40	40	20	17
Lloyd George	—	2,2	—	23	—	13	—	56	—	8
Puyallup	2,4	2,9	14	14	25	19	28	36	33	31
Bois Rouge	—	2,4	—	22	—	24	—	30	—	24
Heytor	—	3,7	—	21	—	8	—	61	—	10
Hugeness	2,5	2,6	25	25	13	15	46	48	16	12
Indian Summer	2,2	—	27	—	23	—	38	—	12	—

En 1956, FOUASSIN reconnaît 4 pigments majeurs dans les framboises rouges, identifiés à nouveau par LAMORT (1959) dans la variété *Newbourgh*. Les pigments responsables de la coloration sont tous des glucosides de la cyanidine. En effet, après hydrolyse, ils donnent une seule tache d'aglycone qui a été identifiée à la cyanidine par ses Rf dans différents solvants et par son spectre d'absorption.

La plupart des variétés renferment 4 glucosides de la cyanidine. Les variétés *Malling Exploit*, *Malling Promise* et *New Washington* n'en contiennent que deux.

En considérant les Rf dans plusieurs solvants, nous pensons que les 4 pigments que nous avons séparés et désignés par A, B, C, D (tabl. 6) correspondent à ceux identifiés par NYBON (1960) :

A : cyanidine-3-monoglucoside
B : cyanidine-3-rutinoside
C : cyanidine-3-diglucoside
D : cyanidine-3-diglucosyl-rhamnoside

Les pigments A et C sont présents dans toutes les variétés et le pigment C (cyanidine-3-diglucoside) est le plus abondant.

Il apparaît que la répartition des différents pigments est un caractère variétal stable, la proportion de chacun d'entre eux étant sensiblement la même d'une année à l'autre malgré la différence de composition des fruits.

5. *Substances pectiques.*

Les différentes formes de pectines exprimées en g d'anhydride galacturonique/kg de fruit frais, varient d'une année à l'autre et avec les variétés (tabl. 7).

Pour tous les fruits, la quantité de pectines totales (P. T.) est plus élevée en 1969 qu'en 1968. Le pourcentage relatif des diverses fractions est de 35 à 55 p. 100 pour les acides pectiniques solubles dans l'eau (PSE), de 10 à 35 p. 100 pour les acides pectiques solubles dans l'oxalate d'ammonium (PSO) et de 25 à 545 p. 100 pour les protopectines (P. P.)

TABLEAU 7

Composition en substances pectiques des variétés récoltées à Angers en 1968 et 1969

Variété	Teneur (g/kg de fruit frais)								Pourcentage des différentes formes							
	PSE		PSO		PP		PT (calculé)		PSE/PT		PSO/PT		PP/PT		PSO + PP/PT	
	68	69	68	69	68	69	68	69	68	69	68	69	68	69	68	69
I. S. N. R.	—	2,3	—	0,8	—	1,1	—	4,2	—	55	—	19	—	26	—	45
Jochem Roem	1,7	2,2	0,8	0,7	1,7	1,7	4,2	4,6	40	48	19	15	41	37	60	52
M. Enterprise	—	2,2	—	1,0	—	1,8	—	5,0	—	44	—	20	—	36	—	56
M. Exploit	1,3	1,6	0,5	1,3	1,1	1,3	2,9	4,2	45	38	17	31	38	31	55	62
M. Jewel	1,8	2,1	1,0	1,3	1,9	1,9	4,7	5,3	38	40	21	24	41	36	62	60
M. Landmark	2,3	2,4	0,5	1,1	1,3	1,3	4,1	4,8	56	50	12	23	32	27	44	50
M. Promise	1,8	1,7	0,6	0,9	1,5	1,5	3,9	4,1	46	41	15	22	39	37	54	59
New Washington	—	1,7	—	1,0	—	1,4	—	4,1	—	42	—	24	—	34	—	58
Norfolk Giant	—	3,2	—	1,0	—	1,9	—	6,1	—	52	—	17	—	31	—	48
Radboud	2,2	2,0	1,0	1,0	2,6	1,9	5,8	4,9	38	41	17	21	45	38	62	59
Rose d'Arcenant	—	3,2	—	0,6	—	1,4	—	5,2	—	61	—	12	—	27	—	39
Schoenemann	1,2	2,4	0,6	2,3	1,3	1,7	3,1	6,4	39	37	19	36	42	27	61	63
Lloyd George	1,7	1,9	0,6	1,9	1,1	1,2	3,4	5,0	50	38	18	38	32	24	50	62
Puyallup	2,2	2,6	0,5	1,1	1,8	1,7	4,5	5,4	49	48	11	21	40	31	51	52
Bois Rouge	—	1,8	—	0,7	—	1,3	—	3,8	—	47	—	19	—	34	—	53
Heytor	—	1,0	—	0,6	—	1,2	—	2,8	—	36	—	21	—	43	—	64
Hugeness	0,9	1,5	0,7	0,7	1,1	1,3	2,7	3,5	33	43	26	20	41	37	67	57
Indian Summer	2,4	—	0,6	—	1,6	—	4,6	—	52	—	13	—	35	—	48	—

Si l'on considère la somme PSO + PP, les pourcentages varient de 45 p. 100 (*Malling Landmark*) à 65 p. 100 (*Schoenemann, Radboud*). Ceci est important si l'on sait que les protopectines entrent dans la constitution des édifices cellulaires et que les acides pectiques peuvent former des gels avec les sels de calcium ou de magnésium. Par contre, les acides pectiniques qui sont solubles dans l'eau passent dans les liquides cellulaires et interviennent beaucoup moins dans la consistance des fruits.

CONCLUSION

Les essais réalisés sur Framboisier en diverses régions démontrent chaque jour davantage la difficulté d'extrapoler sans risque d'erreurs les résultats acquis. Il semble, en effet, que l'adaptation de cette espèce à diverses conditions écologiques pose un certain nombre de problèmes : chaque variété a des exigences plus ou moins strictes vis-à-vis du sol ou du climat. Par ailleurs, les caractéristiques technologiques du fruit peuvent varier de façon sensible en fonction du milieu. Il est donc souhaitable de pouvoir étendre cette étude aux différentes régions productrices. Outre la région Ouest (Angers), ont été retenues à ce jour la Bourgogne (Dijon) et la Haute-Savoie (Machilly).

L'intérêt immédiat de ces premiers travaux a été de mettre en évidence une grande variation pour chacun des caractères analysés, ce qui laisse supposer la possibilité pour la framboise d'une gamme de transformation étendue. Dans la mesure où par la suite on saura définir les critères requis pour tel ou tel débouché offert (surgélation, lyophylisation, industrie du jus, parfumerie, fruits au sirop, etc.), il sera très profitable d'envisager une harmonisation, actuellement très précaire, entre la *production* et l'*utilisation*.

Reçu pour publication en mars 1971.

SUMMARY

AGRONOMICAL AND TECHNOLOGICAL STUDY OF SOME RASPBERRY BUSH VARIETIES

The agronomic behaviour and the composition of the fruits of 18 Raspberry bush varieties grown at « Station d'Arboriculture fruitière d'Angers » were compared over a two-year period. The yields measured in 1969 on a 10 metres row ranged from 65 kg for *Malling Exploit* to 17 kg for *Radboud*. The composition of the fruits was studied with a view to commercial processing : juice yield, solid residuum, sugar content, acidity, colouration, pectin content. These characteristics vary considerably.

Yearly differences were also recorded but classing remains generally the same. The results obtained from lots of fruit of the same origin are not transposable to other cases. This study will be extended to two other production regions : « Côte-d'Or » and « Haute-Savoie ».

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DARAVINGAS G., CAIN R. F., 1966. The anthocyanin pigments of black raspberries. *J. Food. Sci.*, **31**, 927-936.

FOUASSIN A., 1956. Identification par chromatographie des pigments anthocyaniques des fruits et des légumes. *Rev. Ferment. Industr. aliment.*, **11**, 173-192.

GUIMBERTEAU G., 1960. Application de l'anthrone au dosage des sucres fermentescibles du vin. *Ann. Technol. agric.*, **1**, 67-78.

HAAS G. J., FLEISCHMAN A. I., 1958. Use of the anthrone procedure in the carbohydrate analysis of beer. *Wallerstein Labs. Commun.*, **21**, 139-151.

HARBORNE J. B., 1958. Spectral methods of characterizing anthocyanins. *Biochem. J.*, **70**, 22-28.

KNIGHT R. L., KEEP E., 1955. Abstract Bibliography of Fruit Breeding and Genetics to 1955. Rubus and Ribes. A survey. *Commonwealth Agricultural Bureaux. Techn. Comm.*, nº **25**.

LAMORT C., 1958. Chromatographie, spectres d'absorption et dégradation d'anthocyanines de fruits. *Rev. Ferment. Industr. aliment.*, **13**, 153-157.

LEINBACH L. R., SEEGMILLER C. G., WILBUR J. S., 1951. Composition of red raspberries, including pectin characterization. *Food Technol.*, **5**, 51-54.

LENGES J., HINNEKENS H., JACQMAIN D., LONCIN M., SACRE J.-C., 1969. Influence de l'humidité relative d'équilibre sur les hydrolyses des substances pectiques. *Industr. aliment. agric.*, **86**, 1543-1550.

McCOMB E. A., McCREADY R. M., 1952. Colorimetric determination of pectic substances. *Anal. Chem.*, **24**, 1630-1632.

McCREADY R. M., McCOMB E. A., 1952. Extraction and determination of total pectic materials in fruits. *Anal. Chem.*, **24**, 1986-1988.

MONTIES B., BIDAN P., 1967. Séparation des acides organiques par chromatographie en couche mince sur film. *Industr. aliment. agric.*, **84**, 347-349.

NYBON N., 1960. *Ann. Rep. Balsgard Fruit Breed. Inst., Sweden*, p. 31 (cf. DARAVINGAS et CAIN, 1966).

RIBÉREAU-GAYON P., 1968. *Les composés phénoliques des végétaux.* Dunod, Paris, 254 p.

ROUSE A. H., ATKINS C. D., 1955. Pectinesterase and pectin in commercial citrus juices as determined by methods used at the Citrus. *Univer. Florida, Agric. exper. Stat. Tech. Bull.*, **570**, 6-8.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (3), 303-336.

ÉVOLUTION DE LA VIGUEUR DES VARIÉTÉS SYNTHÉTIQUES TÉTRAPLOÏDES AU COURS DES GÉNÉRATIONS DE MULTIPLICATION

II. — AVEC DÉVIATIONS PAR RAPPORT A LA PANMIXIE : INFLUENCE DE L'AUTOSTÉRILITÉ, CAS PARTICULIER DE LA MULTIPLICATION DES HYBRIDES

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I. N. R. A.,
86 - Lusignan

RÉSUMÉ

Les concepts de recombinaison gamétique, de situations d'origine gamétique et de situations d'identité gamétique, introduits dans une étude précédente (GALLAIS, 1971), permettent le calcul de la structure génotypique en probabilité d'une variété synthétique tétraploïde, en tenant compte d'un taux de croisement préférentiel au départ (t), de la consanguinité des parents et de leur nombre (k). Le cas particulier des hybrides multipliés ($t = 1$, $k = 2$) est traité. La structure génotypique des parents peut être quelconque, mais, dans une application numérique, elle a été supposée réalisée par l'utilisation de l'autofécondation. Le cas des variétés synthétiques créées avec des parents tétraploïdes induits est envisagé. Les applications possibles des calculs réalisés sont discutées.

Mots clés : *hétérosis, variétés synthétiques, autotétraploïdie, autostérilité, identité gamétique.*

INTRODUCTION

L'étude de l'évolution de la vigueur des variétés synthétiques est particulièrement importante pour l'amélioration des plantes allogames où ce type de variétés s'impose. Il importe en effet de savoir à partir de quel stade il est possible de sélectionner dans un groupe de variétés synthétiques. Le sélectionneur veut que ce stade

soit le plus précoce possible. Mais cette position ne sera justifiée que si la multiplication n'affecte pas le classement de ses variétés expérimentales. S'il existe des interactions variétés × génération, alors un choix trop précoce risque de compromettre l'efficacité de sa sélection. Il faut donc étudier, à la fois d'un point de vue théorique et d'un point de vue expérimental, l'évolution de la vigueur des variétés synthétiques, afin de pouvoir fournir au sélectionneur des règles suffisamment justifiées.

D'un point de vue théorique, nous avons déjà envisagé, pour des espèces diploïdes, l'influence de différents paramètres, et en particulier l'influence de certains types de déviations par rapport à la panmixie (GALLAIS, 1970). Mais si nos études montrent qu'à l'équilibre les conclusions sont souvent de même nature au niveau diploïde et au niveau tétraploïde, la façon dont on arrive à l'équilibre est fortement influencée par le niveau de ploïdie (GALLAIS, 1967 *a* ; 1968 *a* et *b*).

Dans cette étude nous préciserons l'évolution de la vigueur des variétés synthétiques tétraploïdes au cours des générations de multiplication dans le cas où l'allopollen est favorisé par rapport à l'autopollen. Nous avons déjà signalé que ce type de déviation par rapport à la panmixie semble très fréquent chez les plantes allogames fourragères lorsque le nombre d'individus en présence est limité, par exemple au niveau du polycross de départ. Par contre, au niveau du champ de multiplication, il est fort probable, que, par suite d'une répartition non uniforme du pollen, nous soyions dans une situation où il y a un certain taux d'autofécondation ; si la panmixie était parfaite, le nombre d'individus en présence étant très grand, le taux d'autofécondation devrait être nul. Mais, la situation plus générale dans laquelle l'autopollen serait favorisé, quels qu'en soient les mécanismes, ne sera pas envisagée ici. L'introduction du coefficient d'autostérilité (t) ou taux de croisement préférentiel, permettra d'aborder le cas de la *multiplication des hybrides ou d'un mélange d'hybrides*.

Hypothèses de l'étude

1° Le taux d'autostérilité (t) sera défini comme la probabilité de croisement préférentiel par rapport à la panmixie ; il sera considéré égal pour tous les génotypes ; ($1 - t$) représentera donc la probabilité de multiplication en panmixie. En fait, nous savons que ce paramètre n'intervient qu'au niveau de la première génération de multiplication, c'est-à-dire au niveau de l'isolement de départ ou polycross ; après cette première multiplication, la descendance sera considérée illimitée. L'hypothèse ci-dessus revient donc à considérer *qu'en l'absence de sélection naturelle* (gamétique ou zygotique) il y a panmixie à partir de la deuxième génération de multiplication. L'effet possible de la compétition a été discuté dans une étude précédente (GALLAIS, 1970 *a*).

2° Avant d'arriver à la structure génotypique attendue de la population selon la relation d'identité (BOUFFETTE, 1966), nous donnerons comme dans une étude précédente (GALLAIS, 1971) *une structure génotypique de la variété synthétique* qui ne tiendra compte que de *l'origine parentale des gènes* et non de leur nature. Cette description sera donc indépendante de l'hypothèse de sélection ; il est possible qu'expérimentalement cette description puisse permettre une interprétation suffisante de la vigueur. Pour arriver à l'expression de *la structure génotypique en probabilité,*

selon la relation d'identité, nous devrons introduire *l'hypothèse d'absence de sélection des parents*, c'est-à-dire considérer qu'ils sont issus sans sélection d'une même population consanguine de départ, dérivant d'une population panmictique à l'équilibre.

Cette description de la structure de la population permet alors de donner une *interprétation théorique de la vigueur*, sans faire d'hypothèse sur les actions et les interactions des gènes allèles, mais en supposant *l'absence d'épistasie*. Pour aborder l'étude de l'influence de l'épistasie, il faudrait donner une description de la structure de la population pour un ensemble de loci non indépendants. Enfin, nous supposerons l'absence de méiose pseudo-réductionnelle ($\alpha = 0$, DEMARLY, 1963). Nous ne connaissons pas de résultats expérimentaux montrant l'influence de l'épistasie chez les tétraploïdes. Par contre, divers résultats expérimentaux signalés par BUSBICE et WILSIE (1966) et BERNINGER (1967) font ressortir, avec l'hypothèse $\alpha = 0$, l'importance des interactions entre plus de deux gènes allèles. Le modèle développé dans cette étude doit donc avoir une certaine valeur pratique.

I. — MÉTHODE D'ÉTUDE DE LA STRUCTURE GÉNOTYPIQUE D'UNE VARIÉTÉ SYNTHÉTIQUE TÉTRAPLOÏDE

Nous avons introduit dans un article précédent (GALLAIS 1971) les concepts de :

— recombinaison gamétique,

— situations d'origine gamétique et de cœfficients d'origine gamétique,

— situations d'identité gamétique et de cœfficients d'identité gamétique.

Ces trois notions seront utilisées à nouveau pour donner une description de la structure génotipique attendue de la variété synthétique. Nous appellerons *parents* de cette variété les constituants de l'isolement de départ.

Pour une génération quelconque de multiplication, à un locus donné, les deux gènes portés par un gamète peuvent être :

— soit une association au hasard de deux gènes homologues, issus d'un même parent ou de deux parents ; c'est pour caractériser une telle union que DEMARLY (1963) a introduit la notion de *recombinaison panmictique* ;

— soit une association dérivant par descendance mendélienne, sans recombinaison, ni mutation, d'une association réalisée chez les parents, c'est-à-dire reconstituée à chaque méiose, de génération gamétique en génération gamétique.

Pour simplifier, nous avons parlé dans le premier cas de gamètes recombinés et dans le deuxième cas de gamètes non recombinés ; en régime de panmixie, cette partition de l'ensemble des gamètes a été réalisée en prenant pour référence la population des parents. Cette référence est arbitraire, mais la relation de recombinaison permettra toujours une première description de la structure de la variété synthétique selon la façon dont se réalise un zygote.

La relation d'origine des gènes permet d'aller plus loin dans cette description. Soient I, J, K, L,..., les classes d'origine parentale des gènes. « Deux gènes seront considérés de même origine s'ils dérivent par descendance mendélienne d'un même ancêtre. » Sans attacher d'importance à la relation de recombinaison, une partition de l'ensemble des zygotes pourra être réalisée selon la relation d'origine. Il existe

alors 7 possibilités de formation d'un zypote, ou *situations d'origine gamétique*, qui conduisent à 5 structures génotypiques. (tabl. 1). Les probabilités attachées aux situations d'origine gamétique sont appelées les *cœfficients d'origine gamétique.*

De même, en ne considérant que la *relation d'identité* (BOUFETTE, 1966 ; GALLAIS, 1967), il existe 7 possibilités de formation d'un zygote ou *situations d'identité gamétique,* qui conduisent aussi à 5 structures génotypiques (tabl. 1). Les probabilités attachées aux situations d'identité gamétique sont appelées les *cœfficients d'identité gamétique* et permettent donc une nouvelle description de la structure génotypique attendue d'une variété synthétique.

TABLEAU 1

Les cinq états génotypiques à un locus et les situations gamétiques correspondantes, selon la relation d'origine et la relation d'identité.
I, J, K, L classes d'origine parentale des gènes
i, j, k, l classes d'identité des gènes

Génotype		Situations gamétiques correspondantes	
Relation d'origine	Relation d'identité	Relation d'origine	Relation d'identité *
IIII	*iiii*	(II) (II)	$\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 2 \end{array}\right\}$
IIIJ	*iiij*	(II) (IJ)	$\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\}$
IIJJ	*iijj*	(II) (JJ) U (IJ) (IJ)	$\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ 0 & 2 \end{array}\right\}$ U $\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{array}\right\}$
IIJK	*iijk*	(II) (JK) U (IJ) (IK)	$\left\{\begin{array}{c\|c} 2 & 0 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\}$ U $\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 1 \\ 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{array}\right\}$
IJKL	*ijkl*	(IJ) (KL)	$\left\{\begin{array}{c\|c} 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \end{array}\right\}$

* Pour les situations d'identité gamétique, la répartition des 4 gènes selon les classes d'identité est indiquée par le tableau entre les accolades ; une ligne correspond à une classe d'identité et le trait vertical sépare les 2 apports gamétiques.

II. — STRUCTURE A LA PREMIÈRE GÉNÉRATION DE MULTIPLICATION

1. — *Structure selon la relation de recombinaison*

A la première génération de multiplication, un zygote est formé par l'union de deux gamètes parentaux, donc non recombinés. Tous les zygotes, du point de vue de la relation sont donc du même type.

2. — *Structure selon la relation d'origine des gènes*

A la première génération de multiplication, un zygote ne peut appartenir qu'à deux catégories : les 4 gènes allèles proviennent, soit du même parent (structure IIII), soit 2 d'un parent, 2 d'un autre parent (structure IIJJ). Les probabilités de ces deux événements, en fonction de k, nombre de parents, et de t, taux de croisement préférentiel, sont alors les suivantes :

$$\text{Pr (IIII)} = (1 - t)\ 1/k$$
$$\text{Pr (IIJJ)} = (1 - t)\ (1 - 1/k) + t$$

Pr (IIII) représente le taux d'autofécondation

Pr (IIJJ) représente le taux de croisement (GALLAIS, 1970).

3. *Structure selon la relation d'identité*

La relation d'identité permet de faire une partition de l'ensemble des zygotes en 5 classes d'identité (tabl. 2).

TABLEAU 2

Les probabilités attachées aux situations d'identité pour un zygote réduit à un locus

Situations d'identité	Probabilités
$i \equiv j \equiv k \equiv l$	P_0
$i \equiv j \equiv k\ o\ l$	P_1
$i \equiv j\ o\ k \equiv l$	P_2
$i \equiv j\ o\ k\ o\ l$	P_3
$i\ o\ j\ o\ k\ o\ l$	P_4

Soient alors :

S_1 — le vecteur représentant les probabilités correspondant aux 5 situations d'identité, à la première génération de multiplication ; nous dirons aussi « vecteur structure de la 1ère génération ».

S_{P_1} — le vecteur structure de la 1ère génération de multiplication en conditions de panmixie.

S_H — le vecteur structure dans le cas d'hybridation.

Nous avons alors la relation :

$$S = (1 - t)\ S_{P_1} + t\ S_H$$

S_{P_1} est déjà connu (GALLAIS, 1971), de même que S_H (GALLAIS, 1968 *b*). Avec notre représentation vectorielle, nous écrirons par exemple :

$$S_H = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ F^2 \\ 2\ F\ (1 - F) \\ (1 - F)^2 \end{bmatrix}$$

F représentant le coefficient de consanguinité des parents. Le tableau 3 résume les résultats obtenus pour la structure génotypique en probabilité, de la première génération de multiplication, selon la relation d'identité, en fonction des paramètres

k, t, et des caractéristiques de structure de la population de départ (P_0, P_1, P_2, P_3, P_4, F). L'expression du coefficient de consanguinité de cette génération est immédiate :

$$F_1 = 1/3\ F + 2/3\ (1 - t)\ 1/k\ \frac{1 + 3\ F}{4}$$

III. — STRUCTURE DE L'ENSEMBLE DES ZYGOTES FORMÉS APRÈS LA PREMIÈRE GÉNÉRATION

1. — *Structure selon la relation de recombinaison*

L'existence d'un taux de croisement préférentiel (t) entraîne une contrainte dans l'union des gamètes parentaux pour former la première génération de multiplication. Mais à partir de cette génération, dans le cadre de nos hypothèses, cette contrainte disparaît. Pour étudier l'évolution de la structure au cours des générations de multiplication, nous prendrons donc comme population de référence la

TABLEAU 3

Structure génotypique en probabilité de la première génération de multiplication, selon la relation d'identité.

$$P_{0(1)} = (1 - t)\ 1/k\ (P_0 + 1/4\ P_1 + 1/18\ P_2 + 1/36\ P_3)$$
$$P_{1(1)} = (1 - t)\ 1/k\ (1/2\ P_1 + 4/9\ P_2 + 2/9\ P_3)$$
$$P_{2(1)} = (1 - t)\ 1/k\ (1/4\ P_1 + 1/2\ P_2 + 1/4\ P_3 + 1/6\ P_4) + [t + (1 - t)\ (1 - 1/k)]F^2$$
$$P_{3(1)} = (1 - t)\ 1/k\ (1/2\ P_3 + 2/3\ P_4) + [t + (1 - t)\ (1 - 1/k)]\ 2F\ (1 - F)$$
$$P_{4(1)} = (1 - t)\ 1/k\ (1/6\ P_4) + [t + (1 - t)\ (1 - 1/k)]\ (1 - F)^2$$

1ere génération. Par rapport aux associations de gènes réalisées à cette génération, il existe alors 3 possibilités de formation d'un zygote (tabl. 4). A ces événements C_1, C_2, C_3, nous attacherons les probabilités $\pi_{1(m-2)}$, $\pi_{2(m-2)}$, $\pi_{3(m-2)}$ pour $m \geqslant 2$) qui, en l'absence de méiose pseudo-réductionnelle ($\alpha = 0$), ont les valeurs exprimées au tableau 4. Une première description de la structure de la population peut donc être faite selon la relation de recombinaison.

TABLEAU 4

Partition de l'ensemble des zygotes selon la relation de recombinaison des gamètes (m = génération de multiplication)

Événement		Probabilités
Gamète non recombiné × gamète non recombiné	C_1	$\pi_{1(m-2)} = (1/3)^{2(m-2)}$
Gamète non recombiné × gamète recombiné	C_2	$\pi_{2(m-2)} = 2\ (1/3)^{m-2}\ [1 - (1/3)^{m-2}]$
Gamète recombiné × gamète recombiné	C_3	$\pi_{3(m-2)} = [1 - (1/3)^{m-2}]^2$

2. — *Structure selon la relation de recombinaison et l'origine des gènes*

Nous allons écrire les différents zygotes possibles pour chaque condition C_1, C_2, C_3, en tenant compte de l'origine des gènes et du fait que des gamètes « parentaux », II, ou « hybrides », IJ, peuvent avoir subi le phénomène de recombinaison.

Dans la condition C_1, un zygote résulte de l'union de deux gamètes portant des associations de gènes réalisées à la 1[ere] génération. S'il y a panmixie, événement de probabilité $(1 - t)$, les gamètes peuvent porter, par rapport à la génération de départ, des associations parentales non recombinées (II) ou des associations parentales recombinées (I*o*I) ou hybrides nécessairement recombinées (I*o*J). Dans le cas d'hybridation, événement de probabilité t, les gamètes peuvent porter des associations parentales non recombinées (II) et des associations « hybrides » (J*o*K). Le tableau 5 résume les probabilités de ces différents types de gamètes.

TABLEAU 5

Partition de l'ensemble des gamètes selon la relation de recombinaison et l'origine parentale des gènes dans la condition C_1

Types de gamètes	Probabilités
Parental non recombiné : (II)	$1/3$
Parental recombiné : (I*o*I)	$2/3\ (1 - t)\ .1/k$
Hybride recombiné : (J*o*K)	$2/3\ [t + (1 - t)\ (1 - 1/k)]$

Les associations au hasard de ces 4 types de gamètes conduisent à 6 situations d'origine des zygotes. A chacune de ces situations notées $s_{1/1}, ..., s_{6/1}$, nous attachons un vecteur structure conditionnée par ces situations. Soient $V_1, V_2, ..., V_6$, ces vecteurs. Le tableau 6 *a* donne les probabilités attachées aux situations $s_{1/1}, ..., s_{6/1}$ et la décomposition possible des vecteurs structures.

La structure de l'ensemble des zygotes, conditionnée par l'événement C_2, est plus simple à exprimer : il y a union d'un gamète portant une association réalisée à la 1[ere] génération avec un gamète portant une association au hasard de deux gènes. Les types d'association réalisés à la 1[ere] génération sont donnés dans le tableau 5. Les associations au hasard de 2 gènes ne peuvent être que de 2 types :

— reproduction d'une association parentale (I*o*I) avec la probabilité $(1/k)$,
— reproduction d'une association hybride (I*o*J) avec la probabilité $(1 - 1/k)$.

Les associations au hasard des 2 catégories de gamètes (recombiné × non recombiné) conduisent à 5 situations déjà rencontrées en C_1. Les vecteurs V_1, conditionnés par ces situations sont donc identiques.

Dans le tableau 6 *b*, nous résumons les situations d'origine des zygotes et les probabilités attachées, conditionnées par l'événement C_2.

La structure de l'ensemble des zygotes conditionnée par l'événement C_3, union de deux gamètes recombinés, correspond à la structure à l'équilibre et a déjà été envisagée (GALLAIS, 1971). Il ne peut y avoir que les situations s_3, s_5, s_6 (tabl. 6 *c*).

TABLEAU 6 *a*

Les situations d'origine des zygotes conditionnées par l'événement C_1 et tenant compte du phénomène de recombinaison gamétique dû à la 1ere génération de multiplication

	Situations d'origine des zygotes conditionnées par C_1	Probabilités (1)	Décomposition des vecteurs structures *	(2)	(3)	
$s_{1/1}$	(II) (I'I') ∀ I et I'	1/9	V_1	$1/k$ $(1 - 1/k)$	S_c(II) (II) S_c(II) (JJ)	v_1 v_2
$s_{2/1}$	(II) (I'*o*I') ∀ I et I'	$4/9(1 - t)1/k$	V_2	$1/k$ $(1 - 1/k)$	S_c(II) (I*o*I) S_c(II) (J*o*J)	v_3 v_4
$s_{3/1}$	(I*o*I) (I'*o*I') ∀ I et I'	$4/9(1 - t)^2 1/k^2$	V_3	$1/k$ $(1 - 1/k)$	S_c(I*o*I) (I*o*I) S_c(I*o*I) (J*o*J)	v_5 v_6
$s_{4/1}$	(II) (I'*o*J) ∀ I' ≠ J	$4/9[t + (1 - t)(1 - 1/k)]$	V_4	$2/k$ $\frac{k-2}{k}$	S_c(II) (I*o*J) S_c(II) (J*o*K)	v_7 v_8
$s_{5/1}$	(I*o*I) (I'*o*J) ∀ I' ≠ J	$8/9(1 - t)1/k[t + (1 - t)(1 - 1/k)]$	V_5	$2/k$ $\frac{k-2}{k}$	S_c(I*o*I) (I*o*J) S_c(I*o*I) (J*o*K)	v_9 v_{10}
$s_{6/1}$	(I*o*J) (I'*o*J') ∀ I, I' et J, J' I ≠ J, I' ≠ J'	$4/9[t + (1 - t)(1 - 1/k)]^2$	V_6	$\frac{2}{k(k-1)}$ $\frac{4(k-2)}{k(k-1)}$ $\frac{(k-2)(k-3)}{k(k-1)}$	S_c(I*o*J) (I*o*J) S_c(I*o*J) (I*o*K) S_c(I*o*J) (K*o*L)	v_6 v_{10} v_{11}

* Les colonnes (2) et (3) sont à multiplier membre à membre, par exemple : $V_1 = 1/k\, v_1 + (1 - 1/k)\, v_2$; le signe ∀ signifie quel que soit,

TABLEAU 6 *b*

Les situations d'origine des zygotes et les probabilités attachées, conditionnées par l'événement C_2

	Situations d'origine des zygotes conditionnées par C_2	Probabilités (1)	Décomposition des vecteurs structures (2)		(3)	
$s_{2/2}$	(II) (I'*o*I') ∀ I et I'	$1/3\ 1/k$	V_2	$1/k$	S_c(II) (I*o*I)	v_3
				$(1 - 1/k)$	S_c(II) (J*o*J)	v_4
$s_{3/2}$	(I*o*I) (I'*o*I') ∀ I et I'	$2/3(1 - t)1/k^2$	V_3	$1/k$	S_c(I*o*I) (I*o*I)	v_5
				$(1 - 1/k)$	S_c(I*o*I) (J*o*J)	v_6
$s_{4/2}$	(II) (I'*o*J) ∀ I' ≠ J	$1/3(1 - 1/k)$	V_4	$2/k$	S_c(II) (I*o*J)	v_7
				$\frac{k-2}{2}$	S_c(II) (J*o*K)	v_8
$s_{5/2}$	(I*o*I) (I'*o*J) ∀ I' ≠ J	$2/3\ 1/k[t + 2(1 - t)(1 - 1/k)]$	V_5	$2/k$	S_c(I*o*I) (I*o*J)	v_9
				$\frac{k-2}{k}$	S_c(I*o*I) (J*o*K)	v_{10}
$s_{6/2}$	(I*o*J) (I'*o*J') ∀ I, I', et J, J' I ≠ J, I' ≠ J'	$2/3(1 - 1/k)[t + (1 - t)(1 - 1/k)]$	V_6	$\frac{2}{k(k-1)}$	S_c(I*o*J) (I*o*J)	v_6
				$\frac{4(k-2)}{k(k-1)}$	S_c(I*o*J) (I*o*K)	v_{10}
				$\frac{(k-2)(k-3)}{k(k-1)}$	S_c(I*o*J) (K*o*L)	v_{11}

TABLEAU 6 *c*

Les situations d'origine des zygotes et les probabilités attachées, conditionnées par l'événement C_3.

	Situations d'origine des zygotes conditionnées par C_3	Probabilités (1)	Décomposition des vecteurs structures	(2)	(3)	
$s_{3/3}$	(IoI) (I'oI') ∀ I et I'	$1/k^2$	V_3	$1/k$	S_c(IoI) (IoI)	v_5
				$(1 - 1/k)$	S_c(IoI) (JoJ)	v_6
$s_{5/3}$	(IoI) (I'oJ) ∀ I' ≠ J	$2\ 1/k(1 - 1/k)$	V_5	$2/k$	S_c(IoI) (IoJ)	v_9
				$\frac{k-2}{k}$	S_c(IoI) (JoK)	v_{10}
$s_{6/3}$	(IoJ) (I'oJ') ∀ I, I' et J, J' I ≠ J, I' ≠ J'	$(1 - 1/k)^2$	V_6	$\frac{2}{k(k-1)}$	S_c(IoJ) (IoJ)	v_6
				$\frac{4(k-2)}{k(k-1)}$	S_c(IoJ) (IoK)	v_{10}
				$\frac{(k-2)(k-3)}{k(k-1)}$	S_c(IoJ) (KoL)	v_{11}

Il est alors possible d'exprimer la *structure génotypique en probabilité selon la relation d'origine,* pour chaque condition C_1, C_2, C_3. La relation d'origine conduit, comme la relation d'identité, à une partition de l'ensemble des zygotes en 5 classes ou « classes d'origine » notées d'après notre symbolisme : IIII, IIIJ, IIJJ, IIJK, IJKL. A chaque classe nous attachons une probabilité ; nous représenterons alors par S le vecteur structure de la population, et par $S_{/C_1}$, $S_{/C_2}$, $S_{/C_3}$, les vecteurs structures selon la relation d'origine, correspondant respectivement aux événements C_1, C_2, C_3. Ces vecteurs conditionnés peuvent s'obtenir directement à partir des tableaux 6 *a*, *b*, *c*, en regroupant les zygotes de même situation d'origine. Il était possible d'obtenir plus directement ces vecteurs en n'attachant d'importance qu'à la relation d'origine dès le niveau gamétique. L'application des théorèmes des probabilités totales et composées permet alors d'écrire sous forme vectorielle :

$$S_m = \pi_{1(m-2)}\, S_{/C_1} + \pi_{2(m-2)}\, S_{/C_2} + \pi_{3(m-2)}\, S_{/C_3} \qquad m \geqslant 2$$

Cette structure a l'avantage d'être valable quels que soient l'origine des parents, leur degré de sélection et leur niveau de consanguinité. Elle permet d'étudier comment se répartit en moyenne la chromatine apportée par un parent. Cette structure peut avoir un sens pour l'interprétation de la vigueur dans les cas suivants :

— il y a plus de variabilité pour les interactions de gènes allèles issus de parents différents que pour les interactions de gènes allèles issus d'un même parent ;

— les parents utilisés sont homozygotes pour la même partie du génome ; dans ce cas, la structure selon la relation d'origine permet d'étudier comment se développe l'hétérogénéité dans cette partie du génome et quelles en sont les conséquences sur la vigueur ;

— les parents utilisés sont très consanguins : à la limite, ($F = 1$, $P_0 = 1$) la structure génotypique en probabilité selon la relation d'origine se confond avec la structure génotypique en probabilité selon la relation d'identité que nous allons étudier dans le paragraphe suivant.

3. — *Structure selon la relation d'identité*

Soient *i*, *j*, *k*, *l*... les classes d'identité des gènes à un locus (tabl. 2) et $\mathcal{S}_m$ le vecteur structure de la variété synthétique à la génération (*m*) :

$$\mathcal{S}_m = \begin{bmatrix} iiii \\ iiij \\ iijj \\ iijk \\ ijkl \end{bmatrix}_m$$

Ce vecteur des probabilités attachées à chaque situation d'identité représente aussi *la structure du génome*, c'est-à-dire les probabilités des différentes classes de répartition des loci, selon la relation d'identité.

Avec les hypothèses d'absence de sélection des parents et une seule population de départ, il est possible d'exprimer la structure $\mathcal{S}_m$ en fonction du nombre de parents *k*, et de la structure $\mathcal{S}_o$ de départ.

Comme le montrent les tableaux 6 *a*, *b*, *c*, la description complète de l'ensemble des zygotes selon la relation de recombinaison et l'origine des gènes, conduit à 11 situations élémentaires, notées S_c (II) (II), ..., S_c (IoJ) (KoL) avec,

$$S_c\,(IoI)\,(JoJ) = S_c\,(IoJ)\,(IoJ)$$
$$S_c\,(IoI)\,(JoK) = S_c\,(IoJ)\,(IoK)$$

A chacune de ces situations, nous pouvons attacher un vecteur structure génotypique en probabilité selon la relation d'identité, conditionnée par ces situations. Soit v_i ces vecteurs, si les relations d'origine et de recombinaison sont fixées (condition C) il suffit alors d'introduire 11 vecteurs v_i (i de 1 à 11). Le tableau 7 donne l'expression de ces vecteurs $[P_{0(c)}, P_{1(c)}, P_{2(c)}, P_{3(c)}, P_{4(c)}]$ en fonction des caractéristiques de la structure génotypique en probabilité selon la relation d'origine de la population de départ, $\left(P_0, P_1, P_2, P_3, P_4, F \text{ et } \Delta = \dfrac{1 + 3F}{4}\right)$. Les composantes de ces vecteurs correspondent aux coefficients d'identité gamétique Γc_{ij}, conditionnés par les relations d'origine et de recombinaison, introduits dans une étude précédente (GALLAIS, 1971).

Expression des différents vecteurs de la structure conditionnée $P_{0(c)}, P_{1(c)}, P_{2(c)}, P_{3(c)}, P_{4(c)}$

Vecteurs v_i transposés	$P_{0(c)}$	$P_{1(c)}$
v'_1	$P_0 + 1/4\,P_1 + 1/18\,P_2 + 1/36\,P_3$	$1/2\,P_1 + 4/9\,P_2 + 2/9\,P_3$
v'_2	0	0
v'_3	$P_0 + 9/32\,P_1 + 1/12\,P_2 + 1/24\,P_3$	$1/2\,P_1 + 1/2\,P_2 + 5/16\,P_3 + 1/8\,P_4$
v'_4	0	0
v'_5	$P_0 + 41/128\,P_1 + 1/8\,P_2 + 9/128\,P_3 + 1/64\,P_4$	$15/32\,P_1 + 1/2\,P_2 + 11/32\,P_3 + 3/16\,P_4$
v'_6	0	0
v'_7	0	$P_0 + 3/8\,P_1 + 1/6\,P_2 + 1/12\,P_3$
v'_8	0	0
v'_9	0	$P_0 + 7/16\,P_1 + 1/4\,P_2 + 5/32\,P_3 + 1/16\,P_4$
v'_{10}	0	0
v'_{11}	0	0

Pour chaque condition C_1, C_2, C_3, il est alors possible d'exprimer la structure génotypique en probabilité selon la relation d'origine. Soient $S_{/C_1}$, $S_{/C_2}$, $S_{/C_3}$, les structures correspondantes. Elles peuvent s'obtenir directement par application des théorèmes des probabilités totales et composées, à partir des tableaux 6 *a*, *b*, *c*, en remplaçant les vecteurs v_i par leur valeur donnée au tableau 7, et en regroupant les zygotes de même situation d'identité. La structure génotypique en probabilité de la population variété synthétique selon la relation d'identité peut s'écrire :

$$S_m = \pi_{1(m-2)}\,S_{/C_1} + \pi_{2(m-2)}\,S_{/C_2} + \pi_{3(m-2)}\,S_{/C_3}$$
$$m \geqslant 2$$

$S_{/c_3}$ correspond à la structure à l'équilibre déjà décrite dans une étude précédente (GALLAIS, 1971) et $S_{/c_1}$ correspond à la structure de la 2e génération. D'après GALLAIS (1968 *b*) l'expression du coefficient de consanguinité est :

$$F_m = (F_1 - F_e)\,(1/3)^{(m-1)} + F_e \quad \text{avec} \quad F_e = \frac{1 + 3\,F}{4\,k}$$

IV. — APPLICATION NUMÉRIQUE

Pour illustrer l'évolution de la structure de la population selon la relation d'identité et obtenir des conclusions concrètes, il est nécessaire de donner des valeurs aux paramètres : t, taux d'autostérilité (ou de croisement préférentiel), S_0, structure des parents, k, nombre de parents et m nombre de générations de multiplication en panmixie de la variété synthétique.

Dans l'application qui suit, nous avons supposé la structure des parents réalisée par n cycles d'autofécondation, à partir d'une population illimitée en équilibre. Au

EAU 7

par la relation d'origine et la relation de recombinaison. $\Delta = \dfrac{1 + 3\,F}{4}$.

$P_{2(c)}$	$P_{3(c)}$	$P_{4(c)}$
$1/4\,P_1 + 1/2\,P_2 + 1/4\,P_3 + 1/6\,P_4$	$1/2\,P_3 + 2/3\,P_4$	$1/6\,P_4$
F^2	$2\,F\,(1 - F)$	$(1 - F)^2$
$7/32\,P_1 + 5/12\,P_2 + 5/24\,P_3 + 1/8\,P_4$	$7/16\,P_3 + 5/8\,P_4$	$1/8\,P_4$
$F\,\Delta$	$F\,(1 - \Delta) + (1 - F)\,\Delta$	$(1 - F)\,(1 - \Delta)$
$27/128\,P_1 + 3/8\,P_2 + 27/128\,P_3 + 9/64\,P_4$	$3/8\,P_3 + 9/16\,P_3$	$3/32\,P_4$
Δ^2	$2\,\Delta\,(1 - \Delta)$	$(1 - \Delta)^2$
0	$5/8\,P_1 + 5/6\,P_2 + 2/3\,P_3 + 1/2\,P_4$	$1/4\,P_3 + 1/2\,P_4$
0	F	$(1 - F)$
0	$9/16\,P_1 + 3/4\,P_2 + 21/32\,P_3 + 9/16\,P_4$	$3/16\,P_3 + 3/8\,P_4$
0	Δ	$(1 - \Delta)$
0	0	1

niveau d'une génération quelconque de multiplication de la variété synthétique, 2 indices (i, j) sont nécessaires pour caractériser les coefficients d'identité P_0, P_1, P_2, P_3, P_4 :

i variant de 0 à n, nombre de générations d'autofécondation des parents,

j variant de 0 à m, nombre de générations de multiplication de la variété synthétique.

Deux cas particuliers seront de plus envisagés :

$$P_{0(o)} = 1 \text{ et } P_{2(o)} = 1$$

Le premier cas correspond à un nombre infini de reproduction en consanguinité

de la population de départ : il est donné comme cas limite de la structure S, selon la relation d'identité. Mais, cette situation prend un sens très précis car elle exprime directement *la structure* S *selon l'origine parentale des gènes.*

La deuxième situation est envisagée pour montrer une application possible de ces calculs *aux tétraploïdes artificiels.* Elle correspond au doublement d'individus diploïdes non consanguins.

Nous envisagerons aussi le cas où $k = 2$ et $t = 1$ car il correspond *à l'hybridation* : *hybride simple* s'il s'agit de 2 plantes non apparentées issues de la population consanguine, *hybride double* s'il s'agit de 2 plantes provenant d'hybrides simples non apparentés. Dans la création variétale des plantes allogames autotétraploïdes, la multiplication des hybrides simples ou des hybrides doubles est quelquefois utilisée : il faut donc connaître les conséquences de ce schéma sur la structure de la population, et surtout sur sa vigueur, selon les effets des gènes. Ainsi, il apparaît que les structures variétales hybrides simples, hybrides doubles, multipliées ou non, ne sont qu'un cas particulier de variétés synthétiques. Pour $t = 1$ et $k = 2$, notre expression générale de la structure génotypique attendue, selon la relation d'identité, conduit aux résultats de GUY (1970).

Les calculs ont été réalisés à l'aide d'un petit calculateur électronique Loci Wang. Le programme construit peut permettre d'envisager de nombreuses situations selon la valeur des paramètres. Nous limiterons les cas particuliers à ceux signalés ; le nombre de parents k prendra les valeurs 2, 4, 6, 8 ; le nombre n de cycles d'autofécondation subi par les parents variera de 0 à 5 et l'infini ($P_0 = 1$) ; t, taux de croisement préférentiel, prendra les valeurs 1 et 0,5 (les résultats pour $t = 0$, sont publiés dans une autre étude) (GALLAIS, 1971).

V. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Comme dans une étude précédente, deux niveaux d'interprétation peuvent être faits :

— l'un relatif à la structure de la population :

$$S = [IIII, IIIJ, IIJJ, IIJK, IJKL] \text{ ou } S = [iiii, iiij, iijj, iijk, ijkl]$$

— l'autre relatif *à la moyenne d'un caractère quantitatif* et en particulier de la vigueur.

Ces deux niveaux sont très étroitement liés l'un à l'autre, le deuxième étant le complément du premier dans la mesure où l'on attribue une valeur moyenne à chacun des 5 états génotypiques possibles à un locus. Soient $E(G_{iiii})$, $E(G_{iiij})$, $E(G_{iijj})$, $E(G_{iijk})$, $E(G_{ijkl})$ ces valeurs ; en l'absence d'épistasie la moyenne du caractère quantitatif à une génération m est donc :

$$E(G)_m = P_{0(m)}\,E(G_{iiii}) + P_{1(m)}\,E(G_{iiij}) + P_{2(m)}\,E(G_{iijj}) + P_{3(m)}\,E(G_{iijk}) + P_{4(m)}\,E(G_{ijkl}).$$

Pour donner une interprétation complète de l'évolution de la vigueur à partir des calculs développés dans cette étude, il faudrait donc connaître les valeurs moyennes des différents états génotypiques. Si ces valeurs sont inconnues, une interprétation *a priori* peut être donnée avec des hypothèses génétiques simples (par exemple avan-

tage marqué de l'état tétragénique). Mais le modèle développé ci-dessus doit permettre avec le système de reproduction envisagé, une estimation de l'effet statistique des différentes structures par la technique de régression multiple, s'il est possible de disposer de plusieurs générations de multiplication.

Par rapport aux études précédentes (GALLAIS, 1968 *a*, 1968 *b*, 1971), il suffit de préciser l'influence du paramètre t, taux de croisement préférentiel, sur le sens d'évolution et le niveau de la vigueur au cours des premières générations de multiplication (1, 2), la structure à l'équilibre n'étant pas affectée. Nous ne discuterons brièvement que les conséquences sur la structure génotypique ; les conséquences sur la vigueur résulteraient du poids que l'on pourrait donner aux différentes structures (*iiii, iiij, iijj, iijk, ijkl*). L'intérêt de cette étude est surtout de fournir un modèle d'interprétation.

L'effet du taux de croisement préférentiel est évidemment d'augmenter les structures les plus hétérozygotes et en particulier les structures tétragéniques. En ce qui concerne la première génération de multiplication, les 3 structures, tétragéniques, trigéniques et duplex sont augmentées par rapport à ce qu'elles seraient en panmixie ($t = 0$), et d'autant plus que le taux de croisement préférentiel sera fort. Mais, cet effet est d'autant plus faible que le nombre de parents est élevé.

L'effet du nombre de générations d'autofécondation des parents est plus complexe à formuler. L'évolution de la fréquence de chaque structure, à la première génération de multiplication, en fonction du nombre de générations d'autofécondation n'est pas toujours monotone. Toutefois pour un nombre limité, la structure P_4 diminue avec n alors que P_3, P_2, P_1 et P_0 augmentent (pour $n < 4$). Pour cette première génération, la fréquence de l'état tétragénique est d'autant plus augmentée par t que le nombre de générations d'autofécondation est faible.

Le passage à la deuxième génération de multiplication se traduit par des changements importants dans la structure (fig. 1 et 2). Ces changements sont d'autant plus importants que t est élevé, que le nombre de parents est faible et que le nombre de générations d'autofécondation est élevé. Au niveau de la structure d'ensemble, l'avantage dû au croisement préférentiel à la première génération est fortement diminué. Il reste toutefois de façon assez constante, mais faible, au niveau de la structure tétragénique. Après la 2[e] génération de multiplication, il n'y a plus de profonds remaniements dans la structure qui tend vers son état d'équilibre. Comme dans le cas de panmixie, l'évolution est toutefois encore assez marquée dans le cas où les parents sont nombreux et très consanguins.

Le tableau 8 résume le sens d'évolution de la vigueur selon le nombre de constituants (k) et leur nombre de générations d'autofécondation (n), dans la situation d'autostérilité totale au départ ($t = 1$). Que la vigueur soit déterminée par les interactions entre deux ou quatre allèles différents, son sens d'évolution au cours des générations de multiplication n'est pas profondément affecté. Ainsi, il y aura toujours diminution de vigueur lorsque $n = 0$, quel que soit k, et lorsque $k = 2$, quel que soit n. Cette dernière situation correspond au cas de l'hybride simple et a déjà été envisagée (GALLAIS, 1968 *b*, GUY, 1967). Par contre si $n > 5$ et $k > 2$ ou $n \geqslant 1$, $k > 6$, il ne pourra y avoir qu'augmentation de vigueur. Si t prend des valeurs inférieures à 1, en se rapprochant de 0, les situations dans lesquelles la vigueur peut augmenter deviennent plus fréquentes ; mais, selon l'importance des différentes interactions entre allèles différents, leur effet étant toujours supposé positif, le sens d'évolution

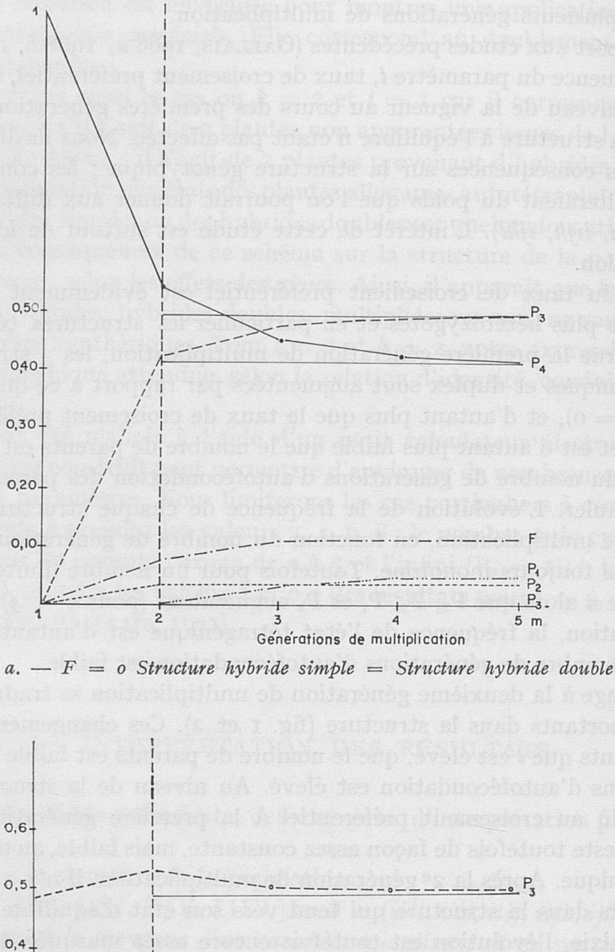


FIG. 1 *a*. — *F* = 0 *Structure hybride simple* = *Structure hybride double*

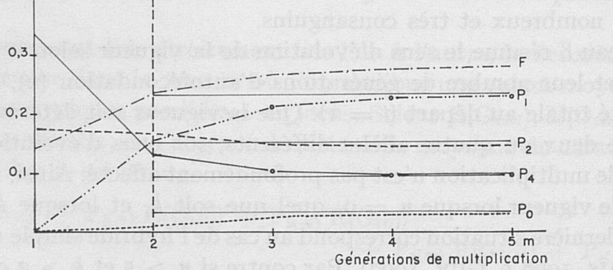


FIG. 1 *b*. — *Structure hybride simple multiplié* (n = 3)

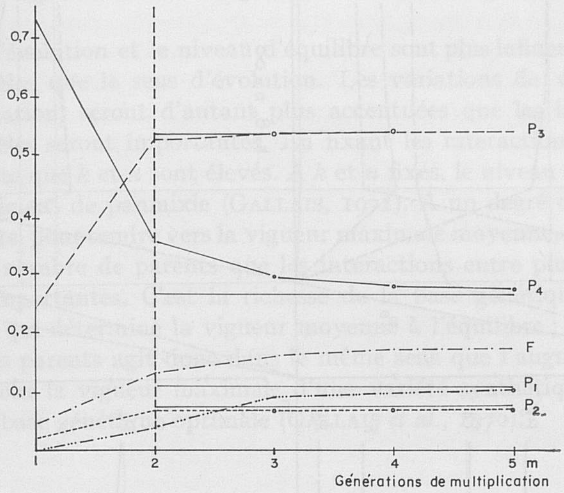


FIG. 1 c. — *Structure hybride double multiplié* ($n = 3$)

TABLEAU 8

Sens d'évolution de la vigueur d'une variété synthétique avec croisement total au départ ($t = 1$) *selon le nombre de constituants* (k) *et le nombre de générations d'autofécondation qu'ils ont subi* (n). *Deux hypothèses sont envisagées.*

(a) variation de vigueur due aux interactions de deux gènes allèles

(b) variation de vigueur due aux interactions de quatre gènes allèles

* maximum de vigueur à la 2ème génération, très légèrement supérieur à la vigueur à l'équilibre.

n \ k		2	3	4	5	6	7
0	(a)	↘	↘	↘	↘	↘	↘
	(b)	↘	↘	↘	↘	↘	↘
1	(a)	↘	↘	↘	↘	↘	↗
	(b)	↘	↘	↘	↘	↘	1 ↗ 2* ↘
2	(a)	↘	↘	↘	↗	↗	↗
	(b)	↘	↘	↘	↗	↗	↗
3	(a)	↘	↘	↘	↗	↗	↗
	(b)	↘	↘	1 ↗ 2* ↘	↗	↗	↗
4	(a)	↘	↘	↗	↗	↗	↗
	(b)	↘	↘	1 ↗ 2* ↘	↗	↗	↗
5	(a)	↘	↘	↗	↗	↗	↗
	(b)	↘	1 ↗ 2* ↘	↗	↗	↗	↗

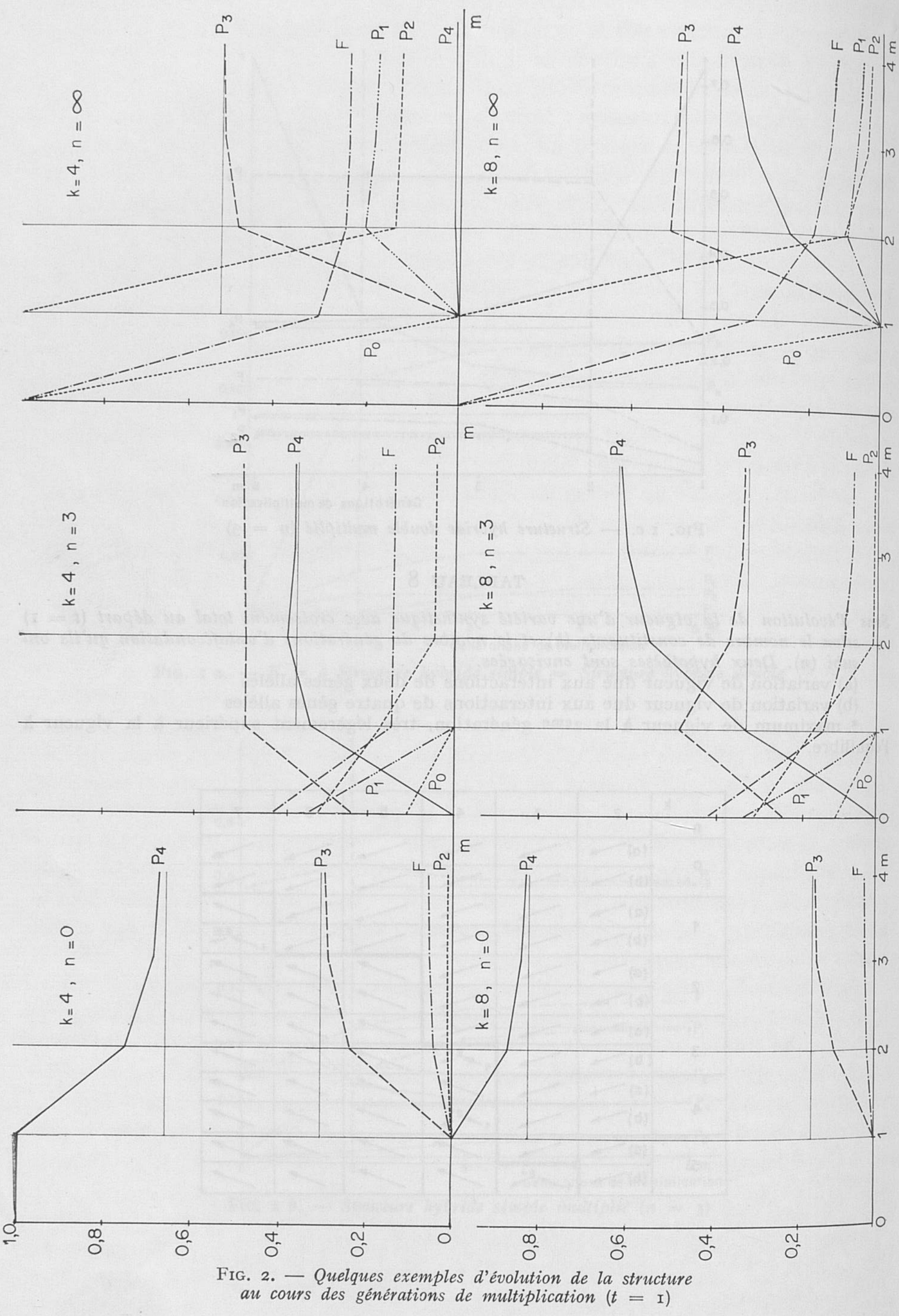


FIG. 2. — *Quelques exemples d'évolution de la structure au cours des générations de multiplication* ($t = 1$)

de la vigueur peut être effecté. Dans le cas de panmixie, nous avons montré (GALLAIS, 1968) que si les interactions entre 2 allèles déterminent la vigueur, une situation d'augmentation de vigueur sera réalisée dès que $n > 1$, quel que soit k. Ainsi, bien que le système de reproduction envisagé soit consanguin, il peut y avoir augmentation de vigueur.

La vitesse d'évolution et le niveau d'équilibre sont plus influencés par les interactions entre allèles que le sens d'évolution. Les variations de vigueur (diminution ou augmentation) seront d'autant plus accentuées que les interactions entre plus de deux allèles seront importantes. En fixant les interactions, l'évolution est d'autant plus lente que k et n sont élevés. A k et n fixés, le niveau d'équilibre sera le même que dans le cas de panmixie (GALLAIS, 1971). A un degré donné de consanguinité des parents, pour tendre vers la vigueur maximale moyenne, il faut augmenter d'autant plus le nombre de parents que les interactions entre plus de deux allèles différents sont importantes. C'est la richesse de la base génétique, c'est-à-dire le nombre d'allèles qui détermine la vigueur moyenne à l'équilibre ; la diminution de consanguinité des parents agit donc dans le même sens que l'augmentation de leur nombre. Mais, pour la vigueur maximale d'une variété synthétique particulière il peut exister une base génétique optimale (GALLAIS *et al.*, 1970).

CONCLUSIONS

D'un point de vue génétique, les 3 notions introduites dans une étude précédente :

— relation de recombinaison gamétique,

— relation d'origine des gènes,

— situations gamétiques selon la relation d'origine et (ou) la relation d'identité, ont permis l'étude d'un système de reproduction complexe. La méthode de raisonnement utilisée doit permettre de faire une première approche de l'effet de la compétition avec des hypothèses simplificatrices : diminution de la fréquence des génotypes les plus consanguins, sans modification de la fréquence des différents gènes. En effet, nous avons vu (GALLAIS, 1970), que, dans une certaine mesure, un tel effet de compétition se ramène à un effet de croisement préférentiel. Ainsi, avec un système de reproduction en panmixie, mais avec élimination par compétition des autofécondations, les conclusions seraient de même nature que celles de la présente étude.

Du point de vue de l'amélioration des plantes allogames, cette nouvelle contribution au schéma « Variétés synthétiques » chez les autotétraploïdes naturels ou induits peut se situer essentiellement à deux niveaux :

1° Interprétation des résultats sur l'évolution de la vigueur au cours des générations de multiplication ; en particulier ces résultats seront appliqués sur Dactyle et Luzerne, plantes allogames autotétraploïdes pour l'interprétation d'une expérience « Évolution de différents types de variétés synthétiques » réalisée dans le cadre d'un programme, portant sur différentes espèces, du Groupe de Travail Fourrage, Section Génétique quantitative. Ces résultats rendent aussi possible l'estimation des effets des différentes structures, ou des interactions entre allèles afin de déterminer ceux qui sont les plus favorables (DESSUREAUX, GALLAIS, 1971), ce qui peut conduire à

orienter le schéma de sélection des parents en agissant en particulier sur leur nombre et leur niveau de consanguinité. Il en résultera ainsi des équations de prédiction de la vigueur.

2° Détermination de la génération la plus précoce où il sera possible de faire des tests comparatifs de la vigueur d'un groupe de variétés synthétiques. Les résultats de cette étude montrent de profondes modifications de structure en passant de la première génération à la deuxième génération de multiplication ; avec panmixie, les modifications étaient plus faibles (GALLAIS, 1971). Il pourra être dangereux de faire un tri trop précoce, par exemple dès la première génération. Le risque le plus faible sera avec des parents assez nombreux, peu consanguins et avec un faible taux d'élimination des autofécondations (cas de la panmixie). Même au niveau de la deuxième génération, l'intensité de la sélection entre variétés synthétiques devra être faible, car les interactions variété × génération dépendent des effets des gènes qui sont souvent inconnus. Il est donc important, pour l'efficacité de la sélection des variétés synthétiques, de rechercher des règles de prédiction de la vigueur d'une variété synthétique particulière en fonction des caractéristiques de ses parents.

Reçu pour publication en mai 1971.

SUMMARY

THEORETICAL PERFORMANCE OF SYNTHETIC TETRAPLOID VARIETIES IN ADVANCED GENERATIONS

II. — WITH DEVIATIONS FROM PANMIXIA : INFLUENCE OF PREFERENTIAL CROSS-FERTILIZATION ; PARTICULAR CASE OF MULTIPLIED HYBRIDS

The mating system studied is very close to « synthetic varieties », taking into account the rate of preferential crossing (t) between parents of the first generation. Three concepts introduced in a previous study (GALLAIS, 1971) have led to different expressions of the expected genotypic structure of the synthetic variety :

— gametic recombination,
— state of the gametic origin,
— state of the gametic identity.

A numerical study has been done. It gives the advance of the expected genotypic structure through the generations of multiplication (m), according to the number of parents (k), their genotypic structure (due to a variable number of self-fertilized generations, (n), and the rate of preferential crossing (t). Two extreme cases are also considered :

— where all parents have a nulliplex structure ($P_0 = 1$), which is also the case of any one synthetic variety where only the parental origin of the genes is considered, and therefore is independant of the « absence of selection » hypothesis,

— where all parents have a duplex structure ($P_2 = 1$), *i. e.*, the case of parents obtained by chromosme doubling of non related diploid individuals.

The expected genotypic structure of single and double crosses panmixically multiplied results as a special case. ($t = 1$, $k = 2$, for single crosses).

The numerical study should make it possible to explain experimental results on the vigour of synthetic tetraploid varieties with preferential crossing of parents and without limiting hypotheses on genetic effects at one locus. Situations with vigour increase or decrease, have been specified. The effects of interactions between different alleles on the speed of advance and the level of equilibrium, is summarily considered. From the second generation on there are no great modifications in expected genotypic structure, but departure from the equilibrium structure is greater the more numerous and inbred the parents.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BERNINGER E., 1967. Contribution à l'étude des modalités d'expression de l'hétérosis chez les autotétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 92-104.

BOUFFETTE J., 1966. *Expression de la covariance chez les tétraploïdes.* Thèse Doctorat, 3e cycle, Fac. Sci. Lyon.

BUSBICE Th., WILSIE C. P., 1966. Inbreeding depression and heterosis in autotetraploids with application to *Medicago sativa* L. *Euphytica*, **15**, 52-67.

BUSBICE Th., 1969. Inbreeding in synthetic varieties. *Crop Sci.*, **9**, 601-604.

DEMARLY Y., 1963. *Génétique des tétraploïdes et Amélioration des Plantes.* Thèse Fac. Sci., Paris. *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, 307-400.

DESSUREAUX L., GALLAIS A., 1971. Évaluation of fertility in the advanced generations of an alfalfa 2 clone synthetic. *Canad. J. Genet. Cytol.*, (sous presse).

GALLAIS A., 1967 *a*. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication. I. En régime de panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 291-301.

GALLAIS A., 1967 *b*. Moyennes des populations tétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 215-228.

GALLAIS A., 1968 *a*. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques tétraploïdes au cours des générations de multiplication. I. En panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 5-15.

GALLAIS A., 1968 *b*. Étude théorique et comparée de différentes structures variétales chez les plantes allogames autotétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 99-124.

GALLAIS A., 1970. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication. II. Avec déviations par rapport à la panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, 5-26.

GALLAIS A., 1971. Nouvelle contribution à l'étude de la vigueur des variétés synthétiques autotétraploïdes dans le cas de panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **21**,141-168.

GALLAIS A., GUY P., LENOBLE M., 1970. Models for varieties in cross fertilized forage plants. *Proc. XI Intern. Grassl. Congr.*, 254-259.

GUY P., GENIER G., 1967. Structure et évolution au cours des générations de multiplication en panmixie d'un hybride simple autotétraploïde. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 277-290.

GUY P., 1970. Structure génotypique d'un hybride autotétraploïde multiplié en panmixie. I. Expression théorique des principaux paramètres et de la structure génotypique d'une plante et d'une population hybride. *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, 263-295.

Comparaison des structures hybrides simples, hybrides doubles (n variant de 0 à 5)

Structure de départ (m = 1).

Hybride simple				Hybride double			
n	P_2	P_3	P_4	n	P_2	P_3	P_4
5	.357 75	.480 74	.161 50	5	.039 75	.319 24	.641 00
4	.268 06	.499 37	.232 56	4	.029 78	.285 59	.684 62
3	.177 49	.487 61	.334 89	3	.019 72	.241 42	.738 85
2	.093 36	.424 38	.482 25	2	.010 37	.182 95	.806 67
1	.027 77	.277 77	.694 44	1	.003 08	.104 93	.891 97
0	.000 00	.000 00	1.000 00	0	.000 00	.000 00	1.000 00

Hybride simple : structure au cours de 4 générations de multiplication (2, 3, 4, 5).

$(P'_1 = P_0 + 1/4\ P_1)$

n ↓ / m →		5	4	3	2
5	F	.347 44	.343 74	.332 63	.299 32
	P_0	.057 73	.054 57	.045 64	.023 86
	P'_1	.136 42	.132 41	.120 37	.084 24
	P_2	.206 89	.208 36	.214 61	.249 86
	P_3	.380 15	.384 19	.395 98	.428 45
	P_4	.040 44	.041 50	.044 84	.056 29
4	F	.317 34	.313 72	.302 86	.270 29
	P_0	.046 04	.043 42	.036 02	.018 21
	P'_1	.115 49	.111 90	.101 13	.068 80
	P_2	.179 78	.180 49	.184 31	.210 98
	P_3	.434 80	.439 00	.451 13	.483 50
	P_4	.061 55	.063 13	.068 08	.084 95
3	F	.281 22	.277 70	.267 14	.235 46
	P_0	.033 16	.031 14	.025 46	.012 13
	P'_1	.091 55	.088 45	.079 16	.054 31
	P_2	.149 75	.149 68	.151 02	.168 85
	P_3	.488 24	.492 23	.503 58	.532 13
	P_4	.095 30	.097 67	.105 10	.130 15
2	F	.237 88	.234 48	.224 27	.193 67
	P_0	.019 96	.018 58	.014 75	.006 17
	P'_1	.065 14	.062 62	.055 07	.032 40
	P_2	.116 71	.115 94	.114 99	.124 46
	P_3	.531 86	.534 94	.543 36	.561 25
	P_4	.150 71	.154 33	.165 62	.203 16
1	F	.185 87	.182 61	.172 83	.143 51
	P_0	.008 39	.007 64	.005 62	.001 54
	P'_1	.038 13	.036 26	.030 67	.013 88
	P_2	.080 34	.079 08	.076 49	.079 47
	P_3	.547 36	.548 22	.549 72	.544 75
	P_4	.244 96	.250 58	.267 96	.324 84
0	F	.123 45	.120 37	.111 11	.083 33
	P_0	.001 81	.001 54	.000 86	.000 00
	P'_1	.015 04	.013 88	.010 41	.000 00
	P_2	.040 31	.039 03	.036 23	.037 03
	P_3	.490 42	.486 73	.474 40	.425 92
	P_4	.414 50	.423 29	.450 29	.537 03

Hybride double : structure de 4 générations de multiplication

n ↓ \ m →	5	4	3	2	
5	.198 11	.194 82	.184 95	.155 32	F
	.009 69	.008 84	.006 55	.001 84	P_0
	.042 66	.040 65	.034 64	.016 61	P'_1
	.091 44	.090 18	.087 66	.091 26	P_2
	.552 07	.553 79	.557 94	.561 15	P_3
	.214 92	.219 93	.235 45	.286 66	P_4
4	.188 08	.184 82	.175 03	.145 65	
	.008 63	.007 86	.005 78	.001 59	
	.038 94	.037 05	.031 39	.014 38	
	.083 09	.081 82	.079 20	.082 17	
	.546 73	.547 77	.549 83	.546 57	
	.240 27	.245 76	.262 77	.318 51	
3	.176 04	.172 81	.163 12	.134 04	
	.007 36	.006 68	.004 87	.001 30	
	.034 49	.032 74	.027 48	.011 70	
	.073 68	.072 39	.069 67	.072 01	
	.539 11	.539 31	.538 82	.527 61	
	.271 29	.277 38	.296 18	.357 46	
2	.161 59	.158 40	.148 83	.120 11	
	.005 83	.005 27	.003 77	.000 94	
	.029 15	.027 56	.022 79	.008 48	
	.063 26	.061 96	.059 16	.060 87	
	.528 24	.527 40	.523 77	.502 73	
	.309 38	.316 20	.337 20	.405 26	
1	.144 26	.141 11	.131 68	.103 39	
	.004 00	.003 57	.002 45	.000 51	
	.022 74	.021 34	.017 16	.004 62	
	.052 01	.050 71	.047 87	.049 03	
	.512 69	.510 58	.503 06	.469 82	
	.356 35	.364 05	.387 74	.464 16	
0	.123 45	.120 37	.111 11	.083 33	
	.001 81	.001 54	.000 86	.000 00	
	.015 04	.013 88	.010 41	.000 00	
	.040 31	.039 03	.036 23	.037 03	
	.490 42	.486 73	.474 40	.425 92	
	.414 50	.423 29	.450 29	.537 03	

Structure à l'équilibre : hybride simple multiplé

n	P_0	P'_1	P_1	P_2	P_3	P_4
5	.059 35	.138 43	.316 33	.206 27	.378 11	.039 92
4	.047 39	.117 29	.279 60	.179 53	.432 68	.060 78
3	.034 20	.093 09	.235 56	.149 87	.486 21	.094 13
2	.020 67	.066 40	.182 94	.117 18	.530 27	.148 92
1	.008 78	.039 06	.121 09	.081 05	.546 87	.242 18
0	.001 95	.015 62	.054 68	.041 01	.492 18	.410 15

Structure à l'équilibre : hybride double multiplié

n	P_0	P_1	P_1	P_2	P_3	P_4
5	.010 13	.043 66	.134 12	.092 14	.551 14	.212 45
4	.009 03	.039 89	.123 45	.083 81	.546 14	.237 55
3	.007 71	.035 37	.110 64	.074 40	.538 95	.268 28
2	.006 13	.029 94	.095 26	.063 99	.528 59	.306 01
1	.004 23	.023 43	.076 82	.052 73	.513 67	.352 53
0	.001 95	.015 62	.054 68	.041 01	.492 18	.410 15

Évolution de la structure génotypique en probabilité pour 2 cas particuliers ($P_0 = 1$, $P_2 = 1$)
$m = 0, 1, 2, 3, 4, \infty$ $k = 2, 4, 6, 8$ $t = 1$ et $0, 5$

Nous rappelons que lorsque $P_0 = 1$, il peut s'agir de la description de la structure de la population, soit selon la relation d'identité, soit selon la relation d'origine.

Dans les tables qui suivent, pour k fixé, les paramètres calculés de la structure génotypique en probabilité de la variété synthétique sont, dans l'ordre des lignes, F le coefficient de consanguinité et P_0, P_1, P_2, P_3, P_4, les probabilités attachées aux situations d'identité.

1° $P_0 = 1$, $t = 1$

$m \rightarrow$ / $k \downarrow$	∞	4	3	2	1	0	
2	.499 9	.493 8	.481 4	.444 4	.333 3	1.000 0	F
	.125 0	.115 9	.098 7	.055 5	.000 0	1.000 0	P_0
	.499 9	.499 3	.493 8	.444 4	.000 0	.000 0	P_1
	.375 0	.384 7	.407 4	.499 9	.999 9	.000 0	P_2
	.000 0	.000 0	.000 0	.000 0	.000 0	.000 0	P_3
	.000 0	.000 0	.000 0	.000 0	.000 0	.000 0	P_4
4	.250 0	.253 0	.259 2	.277 7	.333 3	1.000 0	
	.015 6	.016 8	.019 2	.027 7	.000 0	1.000 0	
	.187 5	.192 0	.200 6	.222 2	.000 0	.000 0	
	.140 6	.141 8	.144 8	.157 4	.999 9	.000 0	
	.562 4	.557 8	.548 3	.518 5	.000 0	.000 0	
	.093 7	.091 4	.086 9	.074 0	.000 0	.000 0	
6	.166 6	.172 8	.185 1	.222 2	.333 3	1.000 0	
	.004 6	.005 7	.008 2	.018 5	.000 0	1.000 0	
	.092 5	.100 5	.115 2	.148 1	.000 0	.000 0	
	.069 4	.072 8	.081 4	.122 2	.999 9	.000 0	
	.555 5	.555 2	.553 0	.533 3	.000 0	.000 0	
	.277 7	.265 5	.241 9	.177 7	.000 0	.000 0	
8	.125 0	.132 7	.148 1	.194 4	.333 3	1.000 0	
	.001 9	.002 7	.004 7	.013 8	.000 0	1.000 0	
	.054 6	.063 1	.078 3	.111 1	.000 0	.000 0	
	.041 0	.045 1	.056 2	.113 0	.999 9	.000 0	
	.492 1	.500 2	.513 0	.523 8	.000 0	.000 0	
	.410 1	.388 7	.347 6	.238 0	.000 0	.000 0	

2^o $P_0 = 1$, $t = 0{,}5$

$k \downarrow$ / $m \rightarrow$	∞	4	3	2	1	0
	.500 00	.500 00	.500 00	.500 00	.500 00	1.000 00
	.125 00	.125 00	.125 00	.125 00	.249 99	1.000 00
2	.500 00	.500 00	.500 00	.499 99	.000 00	.000 00
	.375 00	.375 00	.375 00	.375 00	.749 99	.000 00
	.000 00	.000 00	.000 00	.000 00	.000 00	.000 00
	.000 00	.000 00	.000 00	.000 00	.000 00	.000 00
	.250 00	.256 17	.268 51	.305 55	.416 66	1.000 00
	.015 62	.018 02	.023 34	.043 40	.125 00	1.000 00
	.187 50	.196 41	.212 19	.243 05	.000 00	.000 00
4	.140 62	.143 25	.150 39	.186 92	.874 99	.000 00
	.562 50	.553 12	.533 69	.469 90	.000 00	.000 00
	.093 74	.089 17	.080 37	.056 71	.000 00	.000 00
	.166 66	.174 89	.191 35	.240 74	.388 88	1.000 00
	.004 62	.006 10	.009 65	.025 20	.083 33	1.000 00
	.092 59	.103 16	.121 85	.158 43	.000 00	.000 00
6	.069 44	.074 10	.086 72	.150 92	.916 66	.000 00
	.555 55	.555 06	.551 16	.516 04	.000 00	.000 00
	.277 77	.261 56	.230 58	.149 38	.000 00	.000 00
	.125 00	.134 25	.152 77	.208 33	.375 00	1.000 00
	.001 95	.002 91	.005 42	.017 57	.062 50	1.000 00
	.054 68	.064 71	.082 46	.117 18	.000 00	.000 00
8	.041 01	.046 05	.060 36	.136 99	.937 49	.000 00
	.492 18	.501 77	.515 99	.518 97	.000 00	.000 00
	.410 15	.384 52	.335 75	.209 26	.000 00	.000 00

$P_2 = 1$ correspond à la situation dans laquelle les parents résultent du doublement chromosomique d'individus diploïdes non consanguins. Des résultats correspondant aux cas où ces individus seraient consanguins ne sont pas donnés ici, mais ils ont été calculés par la même méthode.

3° $P_2 = 1, t = 1$

$m \rightarrow$ / $k \downarrow$	∞	4	3	2	1	0
	.250 0	.244 8	.234 5	.203 7	.111 1	.333 3
	.015 6	.013 7	.010 3	.003 0	.000 0	.000 0
2	.187 5	.179 5	.162 2	.098 7	.000 0	.000 0
	.140 6	.138 9	.137 2	.145 0	.111 1	1.000 0
	.562 5	.570 0	.584 0	.617 2	.444 4	.000 0
	.093 7	.097 6	.106 1	.135 8	.444 4	.000 0
	.125 0	.124 4	.123 4	.120 3	.111 1	.333 3
	.001 9	.001 9	.001 8	.001 5	.000 0	.000 0
4	.054 6	.054 1	.052 9	.049 3	.000 0	.000 0
	.041 0	.040 8	.040 6	.041 6	.111 1	1.000 0
	.492 1	.491 5	.489 8	.481 4	.444 4	.000 0
	.410 1	.411 6	.414 8	.425 9	.444 4	.000 0
	.083 3	.084 3	.086 4	.092 5	.111 1	.333 3
	.000 5	.000 6	.000 7	.001 0	.000 0	.000 0
6	.025 4	.026 3	.028 0	.032 9	.000 0	.000 0
	.019 0	.019 5	.020 7	.026 9	.111 1	1.000 0
	.381 9	.384 4	.388 7	.396 7	.444 4	.000 0
	.572 9	.569 1	.561 8	.542 3	.444 4	.000 0
	.062 4	.064 3	.067 9	.078 7	.111 1	.333 3
	.000 2	.000 2	.000 3	.000 7	.000 0	.000 0
8	.014 6	.015 8	.018 1	.024 6	.000 0	.000 0
	.010 9	.011 6	.013 2	.021 7	.111 1	1.000 0
	.307 6	.313 3	.324 1	.350 0	.444 4	.000 0
	.666 5	.658 8	.644 0	.602 7	.444 4	.000 0

3^o $P_2 = 1$, $t = 0{,}5$

$m \rightarrow$ / $k \downarrow$	∞	4	3	2	1	0
2	.250 0	.247 9	.243 8	.231 4	.194 4	.333 3
	.015 6	.014 8	.013 3	.009 4	.013 8	.000 0
	.187 5	.184 3	.177 8	.156 6	.111 1	.000 0
	.140 6	.139 9	.138 7	.137 5	.208 3	1.000 0
	.562 5	.565 5	.571 4	.587 1	.333 3	.000 0
	.093 7	.095 3	098 5	.109 1	.333 3	.000 0
4	.125 0	.126 0	.128 0	.134 2	.152 7	.333 3
	.001 9	.002 0	.002 2	.002 9	.006 9	.000 0
	.054 6	.055 8	.058 1	.064 7	.055 5	.000 0
	.041 0	.041 5	.043 2	.052 0	.159 7	1.000 0
	.492 1	.493 1	.494 2	.489 8	.388 8	.000 0
	.410 1	.407 3	.402 1	.390 4	.388 8	.000 0
6	.083 3	.085 3	.089 5	.101 8	.138 8	.333 3
	.000 5	.000 6	.000 8	.001 6	.004 6	.000 0
	.025 4	.027 1	.030 4	.039 8	.037 0	.000 0
	.019 0	.019 9	.022 3	.034 3	.143 5	1.000 0
	.381 9	.288 1	.173 4	413 2	.407 4	.000 0
	.572 9	.565 2	.550 6	.510 9	.407 4	.000 0
8	.062 4	.065 0	.070 2	.085 6	.131 9	.333 3
	.000 2	.000 3	.000 4	.001 0	.003 4	.000 0
	.014 6	.016 3	.019 5	.028 6	.027 7	.000 0
	.010 9	.011 8	.014 3	.027 1	.135 4	1.000 0
	.307 6	.315 8	.331 1	.367 0	.416 6	.000 0
	.666 5	.655 6	.634 5	.576 0	.416 6	.000 0

Structure au cours des générations de multiplication lorsque la structure des parents est réalisé par autofécondation (n).

$$k = 2, 4, 6, 8 \,;\; n = 0, 1, 2, 3, 4 \,;\; m = 0, 1, 2, 3, 4\ \infty \,;\; t = 1 \text{ et } 0{,}5$$

Dans les tables qui suivent, pous fixé, les paramètres calculés sont, dans l'ordre des lignes : le coefficient de consanguinité F et les 5 probabilités attachées aux situations d'identité, P_0, P_1, P_2, P_3, P_4.

1° $t = 1$

$k = 2$ (voir hybride simple)

$k = 4$

$m \rightarrow$ / $n \downarrow$	∞	4	3	2	1	0	
4	.159 57	.160 05	.161 02	.163 91	.172 58	.517 74	F
	.005 92	.006 23	.006 87	.009 10	.000 00	.218 36	P_0
	.093 59	.094 63	.096 55	.101 16	.000 00	.358 02	P_1
	.060 63	.060 38	.060 00	.060 02	.268 06	.299 38	P_2
	.519 84	.518 31	.515 18	.505 27	.499 37	.123 45	P_3
	.319 99	.320 44	.321 37	.324 42	.232 56	.000 77	P_4
3	.141 49	.141 45	.141 37	.141 13	.140 43	.421 29	
	.004 27	.004 44	.004 80	.006 06	.000 00	.111 11	
	.075 99	.076 38	.077 06	.078 36	.000 00	.333 33	
	.048 76	.048 36	.047 70	.046 83	.177 49	.310 18	
	.497 78	.496 18	.492 83	.481 69	.487 61	.240 74	
	.373 17	.374 62	.377 59	.387 04	.334 89	.004 62	
2	.119 79	.119 12	.117 79	.113 81	.101 85	.305 55	
	.002 58	.002 62	.002 71	.003 08	.000 00	.027 77	
	.056 07	.055 73	.055 02	.052 46	.000 00	.222 22	
	.036 17	.035 65	.034 77	.033 40	.093 36	.277 77	
	.462 68	.460 50	.455 89	.440 13	.424 38	.444 44	
	.442 48	.445 48	.451 59	.470 90	.482 25	.027 77	
1	.093 74	.092 33	.089 50	.081 01	.055 55	.166 66	
	.001 09	.001 04	.000 95	.000 77	.000 00	.000 00	
	.034 66	.033 61	.031 46	.024 69	.000 00	.000 00	
	.023 31	.022 70	.021 70	.020 44	.027 77	.166 66	
	.405 27	.401 47	.393 49	.366 51	.277 77	.666 66	
	.535 64	.541 16	.552 38	.587 57	.694 44	.166 66	
0	.062 49	.060 18	.055 55	.041 66	.000 00	.000 00	
	.000 24	.000 19	.000 10	.000 00	.000 00	.000 00	
	.014 64	.013 11	.009 98	.000 00	.000 00	.000 00	
	.010 98	.010 33	.009 38	.009 25	.000 00	.000 00	
	.307 61	.299 92	.283 96	.231 48	.000 00	.000 00	
	.666 50	.676 42	.696 55	.759 25	1.000 00	1.000 00	

$k = 6, t = 1$

$m \rightarrow$ / $n \downarrow$	∞	4	3	2	1	0
	.106 38	.108 83	.113 74	.128 45	.172 58	.517 74
	.001 75	.002 10	.002 89	.006 07	.000 00	.218 36
	.045 11	.048 12	.053 76	.067 44	.000 00	.358 02
4	.029 28	.030 07	.032 11	.041 89	.268 06	.299 38
	.433 87	.435 87	.439 55	.448 14	.499 37	.123 45
	.489 97	.483 81	.471 66	.436 44	.322 56	.000 77
	.094 32	.096 03	.099 45	.109 69	.140 43	.421 29
	.001 26	.001 49	.002 00	.004 04	.000 00	.111 11
	.036 30	.038 41	.042 37	.052 24	.000 00	.333 33
3	.023 34	.023 82	.025 09	.031 46	.177 49	.310 18
	.402 74	.404 37	.407 37	.414 25	.487 61	.240 74
	.536 32	.531 89	.523 15	.497 99	.334 89	.004 62
	.079 86	.080 67	.082 30	.087 19	.101 85	.305 55
	.000 76	.000 87	.001 11	.002 05	.000 00	.027 77
	.026 45	.027 54	.029 63	.034 97	.000 00	.222 22
2	.017 09	.017 26	.017 81	.021 19	.093 36	.277 77
	.361 02	.361 64	.362 62	.363 48	.424 38	.444 44
	.594 66	.592 66	.588 81	.578 29	.482 25	.027 77
	.062 49	.062 24	.061 72	.060 18	.055 55	.166 66
	.000 32	.000 33	.000 37	.000 51	.000 00	.000 00
	.016 05	.016 13	.016 25	.016 46	.000 00	.000 00
1	.010 81	.010 71	.010 67	.011 88	.027 77	.166 66
	.303 24	.301 60	.298 02	.284 87	.277 77	.666 66
	.669 56	.671 21	.674 67	.686 26	.694 44	.166 66
	.041 66	.040 12	.037 03	.027 77	.000 00	.000 00
	.000 07	.000 05	.000 03	.000 00	.000 00	.000 00
0	.006 65	.005 94	.004 50	.000 00	.000 00	.000 00
	.004 99	.004 69	.004 31	.004 93	.000 00	.000 00
	.219 61	.213 18	.199 90	.156 79	.000 00	.000 00
	.768 66	.776 12	.791 25	.838 27	1.000 00	1.000 00

$k = 8, t = 1$

n ↓ \ m →	∞	4	3	2	1	0
4	.079 78 .000 74 .026 36 .017 12 .360 94 .594 82	.083 22 .001 00 .029 70 .018 27 .367 67 .583 34	.090 09 .001 64 .035 90 .021 30 .380 40 .560 74	.110 71 .004 55 .050 58 .036 28 .412 68 .495 90	.172 58 .000 00 .000 00 .268 06 .499 37 .232 56	.517 74 .218 36 .358 02 .299 38 .123 45 .000 77
3	.070 74 .000 53 .021 13 .013 60 .330 65 .634 07	.073 32 .000 70 .023 56 .014 37 .336 29 .625 06	.078 48 .001 13 .028 09 .016 40 .347 05 .607 31	.093 97 .003 03 .039 18 .026 49 .375 11 .556 17	.140 43 .000 00 .000 00 .177 49 .487 61 .334 89	.421 29 .111 11 .333 33 .310 18 .240 74 .004 62
2	.059 89 .000 32 .015 30 .009 90 .291 70 .682 76	.061 44 .000 40 .016 71 .010 30 .295 48 .677 08	.064 55 .000 62 .019 38 .011 39 .302 66 .665 92	.073 88 .001 54 .026 23 .017 02 .321 26 .633 92	.101 85 .000 00 .000 00 .093 36 .424 38 .482 25	.305 55 .027 77 .222 22 .277 77 .444 44 .027 77
1	.046 87 .000 13 .009 21 .006 21 .240 35 .744 07	.047 19 .000 15 .009 59 .006 28 .240 88 .743 08	.047 83 .000 20 .010 33 .006 58 .241 65 .741 22	.049 76 .000 38 .012 34 .008 79 .241 67 .736 80	.055 55 .000 00 .000 00 .027 77 .277 77 .694 44	.166 66 .000 00 .000 00 .166 66 .666 66 .166 66
0	.031 24 .000 03 .003 78 .002 83 .170 28 .823 05	.030 09 .000 02 .003 37 .002 66 .164 94 .828 98	.027 77 .000 01 .002 54 .002 49 .153 94 .840 99	.020 83 .000 00 .000 00 .003 30 .118 38 .878 30	.000 00 .000 00 .000 00 .000 00 .000 00 1.000 00	.000 00 .000 00 .000 00 .000 00 .000 00 1.000 00

2^{0} $t = 0{,}5$

$k = 2$

$m \rightarrow$ / $n \downarrow$	∞	4	3	2	1	0
	.319 15	.317 66	.314 68	.305 75	.278 96	.517 74
	.047 39	.046 84	.045 78	.042 88	.081 98	.218 36
	.279 60	.277 62	.273 52	.260 07	.084 87	.358 02
4	.179 53	.178 41	.176 33	.171 46	.268 59	.299 38
	.432 68	.435 22	.440 18	.454 10	.390 08	.123 45
	.060 78	.061 89	.064 16	.071 46	.174 45	.000 77
	.282 98	.281 19	.277 62	.266 91	.234 76	.421 29
	.034 20	.033 60	.032 44	.029 30	.054 59	.111 11
	.235 56	.233 19	.228 28	.212 15	.089 50	.333 33
3	.149 87	.148 67	.146 47	.141 62	.207 96	.310 18
	.486 21	.488 63	.493 29	.505 91	.396 57	.240 74
	.094 13	.095 89	.099 49	.110 99	.251 36	.004 62
	.239 58	.237 43	.233 15	.220 29	.181 71	.305 55
	.020 67	.020 06	.018 89	.015 79	.027 77	.027 77
	.182 94	.180 11	.174 24	.154 97	.083 33	.222 22
2	.117 18	.115 91	.113 63	.109 06	.147 56	.277 77
	.530 27	.532 12	.535 57	.543 91	.378 47	.444 44
	.148 92	.151 79	.157 65	.176 24	.362 84	.027 77
	.187 49	.184 92	.179 78	.164 35	.118 05	.166 66
	.008 78	.008 26	.007 28	.004 83	.006 94	.000 00
	.121 09	.117 77	.110 89	.088 30	.055 55	.000 00
1	.081 05	.079 71	.077 41	.073 43	.090 27	.166 66
	.546 87	.547 19	.547 47	.545 33	.319 44	.666 66
	.242 18	.247 04	.256 93	.288 09	.527 77	.166 66
	.124 99	.121 91	.115 74	.097 22	.041 66	.000 00
	.001 95	.001 67	.001 18	.000 21	.000 00	.000 00
	.054 68	.051 17	.043 88	.019 96	.000 00	.000 00
0	.041 01	.039 65	.037 41	.034 64	.041 66	.000 00
	.492 18	.488 61	.480 87	.452 83	.166 66	.000 00
	.410 15	.418 88	.436 64	.492 33	.791 66	1.000 00

$k = 4, t = 0{,}5$

$m \rightarrow$ $n \downarrow$	∞	4	3	2	1	0
4	.159 57 .005 92 .093 59 .060 63 .519 84 .319 99	.162 02 .006 68 .097 14 .061 17 .518 26 .316 72	.166 93 .008 36 .103 62 .062 82 .514 86 .310 31	.181 64 .014 61 .118 23 .072 39 .502 66 .292 08	.225 77 .040 99 .042 43 .268 32 .444 72 .203 51	.517 74 .218 36 .358 02 .299 38 .123 45 .000 77
3	.141 49 .004 27 .075 99 .048 76 .497 78 .373 17	.143 20 .004 77 .078 51 .049 06 .496 89 .370 75	.146 61 .005 86 .083 17 .050 10 .494 79 .366 06	.156 86 .009 88 .094 11 .056 80 .485 89 .353 29	.187 59 .027 29 .044 75 .192 72 .442 09 .293 13	.421 29 .111 11 .333 33 .310 18 .240 74 .004 62
2	.119 79 .002 58 .056 07 .036 17 .462 68 .442 48	.120 60 .002 81 .057 41 .036 23 .462 01 .441 51	.122 23 .003 33 .059 92 .036 69 .460 24 .439 79	.127 12 .005 20 .066 12 .040 76 .451 59 .436 31	.141 78 .013 88 .041 66 .120 46 .401 42 .422 55	.305 55 .027 77 .222 22 .277 77 .444 44 .027 77
1	.093 74 .001 09 .034 66 .023 31 .405 27 .535 64	.093 49 .001 13 .034 73 .023 13 .403 69 .537 30	.092 97 .001 20 .034 83 .023 04 .400 05 .540 85	.091 43 .001 47 .034 90 .024 91 .385 21 .553 48	.086 80 .003 47 .027 77 .059 02 .298 61 .611 11	.166 66 .000 00 .000 00 .166 66 .666 66 .166 66
0	.062 49 .000 24 .014 64 .010 98 .307 61 .666 50	.060 95 .000 20 .013 63 .010 56 .302 46 .673 12	.057 87 .000 14 .011 56 .009 98 .291 67 .686 62	.048 61 .000 02 .005 09 .010 47 .255 24 .729 14	.020 83 .000 00 .000 00 .020 83 .083 33 .895 83	.000 00 .000 00 .000 00 .000 00 .000 00 1.000 00

$k = 6, t = 0{,}5$

$m \rightarrow$ / $n \downarrow$	∞	4	3	2	1	0
	.106 38	.110 15	.117 68	.140 27	.208 04	.517 74
	.001 75	.002 24	.003 41	.008 42	.027 32	.218 36
	.045 11	.049 48	.057 47	.075 41	.028 29	.358 02
4	.029 28	.030 64	.034 30	.052 73	.268 23	.299 38
	.433 87	.437 68	.444 56	.459 35	.462 94	.123 45
	.489 97	.479 93	.460 23	.404 06	.213 19	.000 77
	.094 32	.097 20	.102 94	.120 17	.171 87	.421 29
	.001 26	.001 59	.002 37	.005 67	.018 19	.111 11
	.036 30	.039 53	.045 50	.059 52	.029 83	.333 33
3	.023 34	.024 29	.026 84	.039 82	.187 64	.310 18
	.402 74	.406 44	.413 25	.428 82	.457 26	.240 74
	.536 32	.528 12	.512 03	.466 15	.307 05	.004 62
	.079 86	.081 66	.085 26	.096 06	.128 47	.305 55
	.000 76	.000 93	.001 32	.002 95	.009 25	.027 77
	.026 45	.028 39	.032 05	.041 21	.027 77	.222 22
2	.017 09	.017 62	.019 09	.026 95	.111 43	.277 77
	.361 02	.363 93	.369 25	.381 08	.409 07	.444 44
	.594 66	.589 11	.578 26	.547 78	.442 45	.027 77
	.062 49	.063 01	.064 04	.067 12	.076 38	.166 66
	.000 32	.000 36	.000 45	.000 80	.002 31	.000 00
	.016 05	.016 67	.017 85	.021 07	.018 51	.000 00
1	.010 81	.010 94	.011 46	.015 03	.048 61	.166 66
	.303 24	.303 98	.305 02	.304 62	.291 66	.666 66
	.669 56	.668 03	.665 19	.658 44	.638 88	.166 66
	.041 66	.040 63	.038 58	.032 40	.013 88	.000 00
	.000 07	.000 06	.000 04	.000 00	.000 00	.000 00
	.006 65	.006 18	.005 22	.002 28	.000 00	.000 00
0	.004 99	.004 79	.004 61	.005 64	.013 88	.000 00
	.219 61	.215 31	.206 31	.176 25	.055 55	.000 00
	.768 66	.773 64	.783 80	.815 80	.930 55	1.000 00

$k = 8, t = 0{,}5$

$m \rightarrow$ / $n \downarrow$	∞	4	3	2	1	0
	.079 78	.084 21	.093 05	.119 58	.199 17	.517 74
	.000 74	.001 06	.001 89	.005 84	.020 49	.218 36
4	.026 36	.030 53	.038 15	.055 17	.021 21	.358 02
	.017 12	.018 67	.022 92	.044 99	.268 19	.299 38
	.360 94	.369 92	.386 64	.426 89	.472 04	.123 45
	.594 82	.579 80	.550 38	.467 08	.218 04	.000 77
	.070 74	.074 20	.081 10	.101 83	.164 01	.421 29
	.000 53	.000 75	.001 31	.003 92	.013 64	.111 11
3	.021 13	.024 23	.029 96	.043 35	.022 37	.333 33
	.013 60	.014 68	.017 67	.033 09	.185 10	.310 18
	.330 65	.338 59	.353 56	.391 18	.464 85	.240 74
	.634 07	.621 72	.597 49	.528 43	.314 01	.004 62
	.059 89	.062 18	.066 77	.080 53	.121 81	.305 55
	.000 32	.000 43	.000 72	.002 03	.006 94	.027 77
3	.015 30	.017 22	.020 82	.029 79	.020 83	.222 22
	.009 90	.010 53	.012 29	.021 45	.106 91	.277 77
	.291 70	.297 76	.309 26	.338 70	.412 90	.444 44
	.682 76	.674 03	.656 89	.608 00	.452 40	.027 77
	.046 87	.047 77	.049 57	.054 97	.071 18	.166 66
	.000 13	.000 16	.000 23	.000 54	.001 73	.000 00
1	.009 21	.009 91	.011 27	.014 96	.013 88	.000 00
	.006 21	.006 42	.007 10	.011 09	.043 40	.166 66
	.240 35	.243 04	.247 99	.259 50	.288 19	.666 66
	.744 07	.740 44	.733 38	.713 88	.652 77	.166 66
	.031 24	.030 47	.028 93	.024 30	.010 41	.000 00
	.000 03	.000 02	.000 01	.000 00	.000 00	.000 00
0	.003 78	.003 51	.002 96	.001 28	.000 00	.000 00
	.002 83	.002 73	.002 67	.003 74	.010 41	.000 00
	.170 28	.166 71	.159 25	.134 45	.041 66	.000 00
	.823 05	.827 01	.835 08	.860 50	.947 91	1.000 00

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé :* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats,* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions ;* f) *résumé* anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals,* ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 19 × 12,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront une épreuve a corriger.

Envoi du manuscrit : M. Mayer, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Le directeur de la publication: M.-L. Cagnac

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 10-1971

Dépôt légal: 4e trimestre 1971. N° d'impression: 1151.

annales de l'amélioration des plantes

Trimestriel

1971

Vol. 21. N° 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (4), 343-371.

ÉVOLUTION DE LA VIGUEUR DES VARIÉTÉS SYNTHÉTIQUES DIPLOÏDES AU COURS DES GÉNÉRATIONS DE MULTIPLICATION

III. — INFLUENCE DE L'ÉPISTASIE ET DU LINKAGE DANS LE CAS DE PANMIXIE ET DE CROISEMENT PRÉFÉRENTIEL

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I. N. R. A., 86 Lusignan

RÉSUMÉ

L'influence du linkage sur l'évolution de la structure génotypique des variétés synthétiques diploïdes est étudiée dans le cas de panmixie et dans le cas de croisement préférentiel, par l'introduction de la relation de lien et de la relation d'origine ; l'effet du nombre de parents et de leur structure de départ est aussi pris en considération. Une application numérique permet de dégager des lois générales d'évolution de la structure et leurs conséquences au niveau de la vigueur. Les principes d'utilisation de ces résultats sont discutés : analyse génétique et prédiction de la vigueur.

Mots clés : *variétés synthétiques, vigueur, épistasie, linkage, autostérilité.*

INTRODUCTION

Pour l'application d'une méthode rationnelle de création des variétés synthétiques, il importe de connaître les facteurs de la vigueur et de son évolution au cours des générations de multiplication. Cette connaissance présente un double intérêt pour le sélectionneur. D'une part, elle précise, hiérarchise, les paramètres qui agissent sur le caractère quantitatif sélectionné, le rendement par exemple, et en dégage ceux sur lesquels il sera possible d'agir pour avoir le progrès maximum. D'autre part, elle permet de définir à quelle génération la plus précoce possible pourra être faite la sélection entre variétés synthétiques ; elle doit même permettre d'établir des équations de prévision de la vigueur d'un groupe de variétés synthétiques, voire même d'une variété synthétique particulière, connaissant certaines caractéristiques biologiques, génétiques des parents.

En ce qui concerne les effets génétiques, dans une première approche de la vigueur des variétés synthétiques (GALLAIS, 1967 *b*, 1970 *a*, 1971), nous avons

supposé l'absence d'épistasie, c'est-à-dire d'interactions entre gènes non allèles. Or, sur différentes espèces diploïdes en particulier chez le Maïs, plante la mieux étudiée, les analyses des effets génétiques semblent montrer que l'épistasie peut être un facteur important (*in* BAUMAN, 1959, GAMBLE, 1962, SPRAGUE, 1967). Le but de cette étude est donc de voir comment l'épistasie peut affecter la vigueur des variétés synthétiques et son évolution au cours des générations de multiplication.

Les hypothèses fondamentales pour l'expression théorique de la vigueur seront les mêmes que dans les études précédentes, c'est-à-dire essentiellement : absence de sélection et origine commune pour les constituants. Nous rappelons que cette hypothèse n'est faite que pour pouvoir exprimer la vigueur en fonction de paramètres génétiques caractérisant la population de départ en état d'équilibre panmictique et de linkage. De plus, au cours des générations de multiplication nous supposerons qu'il y a panmixie ou croisement préférentiel indépendamment de la structure génétique et que toute forme de sélection gamétique ou zygotique est absente. Quant à l'influence de l'épistasie et du linkage, nous la limiterons à deux loci ou à tous les couples de loci.

Dans la situation de panmixie, avec les hypothèses faites, nous sommes ramenés à étudier le système de reproduction suivant : un nombre donné de constituants k est tiré au hasard d'une population consanguine dérivant sans sélection d'une population théorique illimitée en équilibre de panmixie et de linkage; la descendance du croisement panmictique de ces constituants est alors multipliée sans sélection pendant un nombre déterminé de générations. Les k individus tirés seront appelés *les parents* ou fondateurs de la population artificielle qu'est la variété synthétique.

I. — EXPRESSION GÉNÉRALE DE LA VALEUR ATTENDUE D'UNE VARIÉTÉ SYNTHÉTIQUE

Une variété synthétique est une population consanguine particulière. L'ensemble de toutes les variétés synthétiques à même nombre de parents, possible à partir d'une population, constitue donc aussi une population consanguine. Calculer la valeur attendue d'une variété synthétique, revient à calculer la moyenne de cette population. Dans celle-ci, un génotype réduit à deux loci, soit $A_i\ A_j\ B_k\ B_l$, peut être sous 4 états selon les relations d'identité (au sens de GILLOIS, 1964) entre les gènes i et j à un locus et k et l à l'autre locus (tabl. 1). Les probabilités Δ_1, Δ_2, Δ'_2 et Δ_3 décrivent alors la structure génotypique en probabilité selon la relation d'identité.

Soient E (G_{iikk}), E (G_{iikl}), E (G_{ijkk}), E (G_{ijkl}) les valeurs attendues des différents génotypes ; la moyenne d'une population consanguine quelconque est alors, à une génération m du système de reproduction considéré :

$$\mu_{1_m} = \Delta_{1_m}\ \mathrm{E}\ (G_{iikk}) + \Delta_{2_m}\ \mathrm{E}\ (G_{iikl}) + \Delta'_{2_m}\ \mathrm{E}\ (G_{ijkk}) + \Delta_{3_m}\ \mathrm{E}\ (G_{ijkl})$$

ce qui peut s'écrire, après transformation : (GALLAIS, 1967 *a*, 1970 *b*)

$$\mu_{1_m} = \mu + f_m\ [\mathrm{E}\ (\beta_{ii}) + \mathrm{E}\ (\beta_{kk})] + \Delta_{1_m}\ \mathrm{E}\ (\delta_{iikk})$$

$$f_m = \Delta_{1_m} + 1/2(\Delta_{2_m} + \Delta'_{2_m})$$

coefficient de consanguinité classique,
μ moyenne de la population panmictique de départ,
E (β_{ii}) moyenne des effets de dominance à un locus,
E (δ_{iikk}) moyenne des effets d'épistasie entre deux loci.

TABLEAU I

Les situations d'identité sans tenir compte des phases de linkage

Situations d'identité	Schéma du génotype	Probabilité de l'état	Valeur attendue
$(i \equiv j)$, $(k \equiv l)$	i — k / i — k	Δ_1	E (G_{iikk})
$(i \equiv j)$, $(k \circ l)$	i — k / i — l	Δ_2	E (G_{iikl})
$(i \circ j)$, $(k \equiv l)$	i — k / j — k	Δ'_2	E (G_{ijkk})
$(i \circ j)$, $(k \circ l)$	i — k / j — l	Δ_3	E (G_{ijkl})

En limitant toujours l'épistasie à deux loci, la généralisation des formules précédentes à l'ensemble du génome est immédiate par sommation sur tous les couples de loci.

La vigueur sera une fonction linéaire du coefficient de consanguinité si E (δ_{iikk}) = 0. Cette condition est évidemment réalisée en l'absence d'épistasie ; mais elle peut aussi se réaliser en présence d'épistasie pour des valeurs particulières d'effets génétiques et de fréquence des gènes. L'existence d'une liaison linéaire entre la vigueur et le coefficient de consanguinité n'est pas suffisante pour conclure à l'absence d'épistasie (KEMPTHORNE, 1957).

Les effets génétiques étant fixés par la nature du matériel de départ, il suffit donc d'étudier les probabilités Δ_{1m}, $\Delta_{2m} = \Delta'_{2m}$ et Δ_{3m}, pour caractériser l'évolution de la vigueur moyenne. Si, pour une variété synthétique particulière, la structure des parents était connue exactement et non en probabilité, alors il serait possible de suivre l'évolution de sa composition génotypique ; ce ne sera sans doute jamais le cas pour un caractère quantitatif contrôlé par un grand nombre de loci. Cependant, la connaissance de la structure génotypique en probabilité renseigne directement sur la structure du génome et peut permettre une approche de l'évolution d'une variété synthétique particulière. Il est aussi possible de suivre comment se répartit la chromatine apportée par chacun des parents, sans attacher d'importance à la nature des gènes. Cet aspect a déjà été envisagé par HANSON (1959).

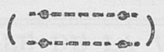
II. — STRUCTURE GÉNOTYPIQUE EN PROBABILITÉ DE LA VARIÉTÉ SYNTHÉTIQUE, EN RÉGIME DE PANMIXIE

1. — *Notions de situations de linkage et de relation de lien*

En considérant seulement deux loci, un gamète peut être soit *recombiné*, soit *parental* selon l'origine des deux gènes portés. On réalise ainsi la partition de l'ensemble des gamètes selon la *relation de lien*. L'union de deux gamètes conduit à trois états génotypiques possibles, que nous appellerons situations de linkage : on réalise ainsi la partition de l'ensemble des zygotes selon la relation de lien (tabl. 2).

TABLEAU 2

Les différentes situations de linkage C_1, C_2, C_3 et les probabilités correspondantes

Formation du zygote	Schéma du génotype	Condition	Probabilité
Gamète parental × gamète parental		C_1	ω_1
Gamète parental × gamète recombiné		C_2	ω_2
Gamète recombiné × gamète recombiné		C_3	ω_3

Soit alors $\gamma_{(ik)_{m-1}}$ la probabilité d'une association parentale dans les gamètes de la génération $(m - 1)$ et p_i, p_k la fréquence des gènes A_i et B_k. En régime de multiplication panmictique, c représentant le taux de recombinaison, $0 < c \leqslant 1/2$, la probabilité de la même association parentale dans les gamètes de la génération suivante, $\gamma_{(ik)_{m-1}}$ sera :

$$\gamma_{(ik)_m} = (1 - c)\gamma_{(ik)_{m-1}} + c p_i p_k$$

A chaque génération de multiplication, il y a *reproduction sans rupture* de l'association parentale avec la probabilité $(1 - c)$ et *reproduction par association au hasard* de la même association avec la probabilité c.

Il en résulte que :

$$\omega_{1_m} = (1 - c)^{2(m-1)}$$
$$\omega_{2_m} = 2(1 - c)^{m-1}[1 - (1 - c)^{m-1}]$$
$$\omega_{3_m} = [1 - (1 - c)^{m-1}]^2$$

L'indépendance $c = 1/2$ ne change rien aux conclusions : du fait d'un déséquilibre gamétique au départ, *l'équilibre gamétique ou génotypique est atteint de façon asymptotique, qu'il y ait linkage ou non.* Ce fait classique (L'Héritier, 1954) est quelquefois oublié.

Cette première description de la structure de la population est valable quelle que soit l'origine des constituants, et est donc indépendante de l'hypothèse d'absence de sélection des constituants.

2. — *Notions de situations d'origine gamétique ou zygotique ; relation d'origine*

Dans l'ensemble des gamètes et dans l'ensemble des zygotes, il est possible d'effectuer une partition selon la relation d'origine (GALLAIS, 1971). « Deux ou plusieurs gènes sont de même origine s'ils dérivent par descendance mendélienne et sans mutation d'une même unité ancêtre. » L'unité ancêtre peut être un individu ou un groupe d'individus.

Au niveau des gamètes les 2 gènes peuvent avoir la même origine ou non : il y a deux situations d'origine gamétique. Mais, au niveau des zygotes, il y a 5 situations d'origines possibles : z_1, z_2, z_3, z_4, z_5, (tabl. 4). Par analogie avec la relation d'identité introduite par GILLOIS (1964), il faudrait préciser l'ordre et le rang de ces situations d'origine zygotique. *L'ordre* indique à un locus le nombre de gènes homologues considérés, et *le rang* le nombre de zygotes entre lesquels se distribuent ces gènes. Les situations d'origine zygotique envisagée ici sont de rang 1 et d'ordre 2-2. A chaque situation, nous attachons une probabilité ou coefficient d'origine zygotique.

Pour chaque situation de linkage, il est possible de faire une partition de l'ensemble des zygotes selon la relation d'origine (tabl. 3). L'expression des probabilités attachées aux situations d'origine zygotique, en fonction du nombre de constituants *k*, rejoint évidemment celles établies pour les tétraploïdes, à un locus (GALLAIS, 1971).

Soient S_{C_1}, S_{C_2}, S_{C_3}, les vecteurs structures, conditionnés par les événements correspondants C_1, C_2, C_3, obtenus en regroupant les zygotes de même situation d'origine, et S la situation générale de la population :

$$S_m = \omega_{1m} S_{C_1} + \omega_{2m} S_{C_2} + \omega_{3m} S_{C_3}$$

$$\begin{bmatrix} z_1 \\ z_2 \\ z_3 \\ z_4 \\ z_5 \end{bmatrix}_m = \omega_{1m} \begin{bmatrix} z_1 \\ z_2 \\ z_3 \\ z_4 \\ z_5 \end{bmatrix}_{C_1} + \omega_{2m} \begin{bmatrix} z_1 \\ z_2 \\ z_3 \\ z_4 \\ z_5 \end{bmatrix}_{C_2} + \omega_{3m} \begin{bmatrix} z_1 \\ z_2 \\ z_3 \\ z_4 \\ z_5 \end{bmatrix}_{C_3}$$

Le tableau 4 exprime cette structure à une génération quelconque en fonction du nombre de constituants et des probabilités ω_1, ω_2, ω_3.

Cette structure a l'avantage d'être valable quels que soient l'origine des parents, leur degré de sélection, leur niveau de consanguinité ; nous avons précisé dans une étude précédente l'intérêt possible de cette structure (GALLAIS, 1971).

3. — *Partition de l'ensemble des zygotes selon la relation d'identité*

A chaque situation des zygotes du tableau 3, nous pouvons associer un vecteur structure selon la relation d'identité. Ainsi, en fixant la relation d'origine et la relation de recombinaison, 4 vecteurs conditionnés v_1, v_2, v_3, v_4 sont suffisants (tabl. 5).

TABLEAU 3

Les situations d'origine zygotique et les probabilités qui leur sont attachées, conditionnées par la situation de linkage.

— Relation d'origine : ○ □ ● ▲ gènes d'origine parentale différente

— Relation de lien : { ○———○ association parentale non rompue ; ○- - -○ indépendance en linkage }

Conditions de linkage	Nombre de parents	Situations d'origine zygotique	Probabilités conditionnées	Vecteur relation d'identité
C_1	1	(○———○ / ○———○)	$1/k$	v_1
	2	(○———○ / □———□)	$1 - 1/k$	v_4
C_2	1	(○———○ / ○- - -○)	$1/k^2$	v_1
	2	(○———○ / ○- - -□)	$\frac{2(k-1)}{k^2}$	v_3
		(○———○ / □- - -□)	$\frac{k-1}{k^2}$	v_4
	3	(○———○ / ●- - -□)	$\frac{(k-1)(k-2)}{k^2}$	v_4
C_3	1	(○- - -○ / ○- - -○)	$1/k^3$	v_1
	2	(○- - -○ / ○- - -□)	$\frac{4(k-1)}{k^3}$	v_3
		(○- - -○ / □- - -□)	$\frac{(k-1)}{k^3}$	v_4
		(○- - -□ / ○- - -□)	$\frac{(k-1)}{k^3}$	v_2
		(□- - -○ / ○- - -□)	$\frac{k-1}{k^3}$	v_4
	3	(○- - -○ / ●- - -□)	$\frac{2(k-1)(k-2)}{k^3}$	v_4
		(○- - -● / ○- - -□)	$\frac{2(k-1)(k-2)}{k^3}$	v_3
		(○- - -□ / ●- - -○)	$\frac{2(k-1)(k-2)}{k^3}$	v_4
	4	(○- - -▲ / □- - -●)	$\frac{(k-1)(k-2)(k-3)}{k^3}$	v_4

TABLEAU 4

Expression de la structure génotypique en probabilité selon la relation d'origine (S)

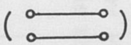
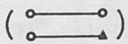
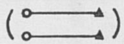
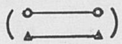
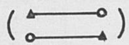
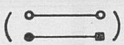
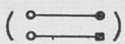
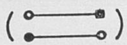
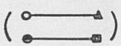
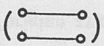
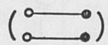
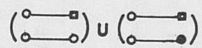
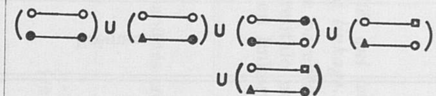
	Situations d'origine zygotique	Fréquence
Z_1		$\omega_1 1/k + \omega_2 1/k^2 + \omega_3 1/k^3$
Z_2		$\omega_2 \frac{2(k-1)}{k^2} + \omega_3 \frac{4(k-1)}{k^3}$
Z_3	 ou  ou 	$\omega_1 \frac{(k-1)}{k} + \omega_2 \frac{(k-1)}{k^2} + \omega_3 \frac{3(k-1)}{k^3}$
Z_4	 ou  ou 	$\omega_2 \frac{(k-1)(k-2)}{k^2} + \omega_3 \frac{6(k-1)(k-2)}{k^3}$
Z_5		$\omega_3 \frac{(k-1)(k-2)(k-3)}{k^3}$

TABLEAU 5

Valeur des vecteurs v_i (Structure selon la relation d'identité, conditionnée selon la relation d'origine)

	v_1	v_2	v_3	v_4
$\Delta_{1/c}$	$\Delta_{1_{(0)}} + 1/2(\Delta_{2_{(0)}} + \Delta'_{2_{(0)}}) + 1/4(1 + \lambda^2)\, \Delta_{3_{(0)}}$	$1/4(1 + f_0)^2$	0	0
$\Delta_{2/c} + \Delta'_{2/c}$	$1/2(\Delta_{2_{(0)}} + \Delta'_{2_{(0)}}) + 1/2(1 - \lambda^2)\, \Delta_{3_{(0)}}$	$1/2(1 - f_0^2)$	$1/2(1 + f_0)$	0
$\Delta_{3/c}$	$1/4(1 + \lambda^2)\, \Delta_{3_{(0)}}$	$1/4(1 - f_0)^2$	$1/2(1 - f_0)$	1
Situations d'origine correspondantes				

A chaque situation d'origine (i), il correspond un vecteur v_i. Il est donc possible de calculer une structure génotypique selon la relation d'identité pour chaque condition C_1, C_2, C_3. Soit S_{C_1} S_{C_2}, S_{C_3} ces structures, nous aurons par exemple :

$$S_{C_1} = \sum_i \text{Pr (situation d'origine zygotique } i) \times v_i$$

Le tableau 5 donne la valeur des vecteurs v_i en fonction de la structure des parents.

Nous remarquons que le vecteur v_1, représente la structure de la génération parentale autofécondée.

S_C , S_{C_2}, S_{C_3} étant connus il en résulte immédiatement :

$$S_m = \omega_{1_m}\, S_{C_1} + \omega_{2_m}\, S_{C_2} + \omega_{3_m}\, S_{C_3}$$

S_{C_1} représente alors la structure de la première génération de multiplication en panmixie et S_{C_3} la structure à l'équilibre.

A partir de cette structure, il est possible de calculer le coefficient classique de consanguinité, f_m

$$f_m = \Delta_{1m} + 1/2(\Delta_{2m} + \Delta'_{2m}) = \frac{1 + f_o}{2k}$$

Nous retrouvons là un résultat déjà obtenu d'une façon plus directe (GALLAIS, 1967 *b*).

En posant $\lambda = 1 - 2c$, nous avons :

$$\Delta_{1m} = [\Delta_{1(o)} + 1/2(\Delta_{2(o)} + \Delta'_{2(o)}) + 1/4(1 + \lambda^2)\Delta_{3(o)}]\,(\omega_{1m} 1/k + \omega_{2m} 1/k^2 + \omega_{3m} 1/k^3) + \omega_{3m}\,\frac{k - 1}{k^3}\; 1/4[1 + f_o]^2$$

qui à l'équilibre se réduit à :

$$\Delta_{1e} = 1/k^3[\Delta_{1(o)} + 1/2(\Delta_{2(o)} + \Delta'_{2(o)}) + 1/4(1 + \lambda^2)\Delta_{3(o)}] + \frac{k - 1}{k^3}\left(\frac{1 + f_o}{2}\right)^2$$

ou d'après GALLAIS (1970 *b*) :

$$\Delta_{1e} = \left(\frac{1 + f_o}{2k}\right)^2 1/k^3\, [\Delta_{1(n+1)} - (f_{(n+1)})^2]$$

L'indice (o) se rapporte à la génération des parents.

Ce n'est donc *qu'à l'équilibre gamétique*, et en *l'absence de linkage* que nous pouvons écrire pour le système de reproduction envisagé :

$$\Delta_1 = f^2$$

Les expressions obtenues ci-dessus permettent alors de suivre de façon numérique l'évolution de chaque coefficient, au cours des générations de multiplication, en fonction de la structure en probabilité des parents de départ et des valeurs de linkage (λ ou c).

Pour faire varier la structure génotypique en probabilité des parents à titre d'application, nous utiliserons l'autofécondation. Avec n cycles d'autofécondation,

en supposant l'absence de consanguinité dans la population d'origine, la structure attendue des parents est (GALLAIS, 1970 *b*) :

$$\Delta_{1(o)} = 1 - 2(1/2)^n + \left(\frac{1 + \lambda^2}{4}\right)^n$$

$$\Delta_{2(o)} + \Delta'_{2(o)} = 2\left[(1/2)^n - \left(\frac{1 + \lambda^2}{4}\right)^n\right]$$

$$\Delta_{3(o)} = \left(\frac{1 + \lambda^2}{4}\right)^n$$

L'application numérique est faite dans une dernière partie et les résultats sont donnés en Annexe.

III. — STRUCTURE GÉNOTYPIQUE EN PROBABILITÉ DANS LE CAS DE CROISEMENT PRÉFÉRENTIEL

Comme dans une étude précédente (GALLAIS, 1970 *a*), nous désignerons par t le taux de croisement préférentiel mesuré par rapport à la panmixie et supposé constant, identique pour tous les génotypes. $(1 - t)$ représente alors la probabilité de reproduction en panmixie. Ce paramètre ne modifie le raisonnement précédent que pour la première génération de multiplication : à partir de cette génération, l'effectif peut être supposé très grand et dans un tel cas le taux de croisement préférentiel ne modifie rien, la probabilité d'autofécondation par le hasard étant infiniment petite. Nous n'envisagerons pas la situation discutée (GALLAIS, 1970 *a*) dans laquelle il y aurait un certain taux d'autofécondation après la première génération de multiplication.

Avec ces hypothèses, le raisonnement précédent peut se généraliser en considérant comme génération de départ ce qui correspond en fait à la première génération de multiplication. Comme nous l'avons déjà montré chez les autotétraploïdes, dans un tel système de reproduction, il faut distinguer deux phases :

— le passage à la première génération de multiplication ;

— l'évolution à partir de la deuxième génération de multiplication.

Comme précédemment deux types de structures génotypiques en probabilité seront étudiés :

— structure selon la relation d'origine ;

— structure selon la relation d'identité.

A. — *Structure génotypique en probabilité de la première génération de multiplication*

1. *Structure selon la relation d'origine des gènes.*

A la première génération de multiplication, pour un zygote quelconque, toutes les paires de chromosomes homologues proviennent soit d'un même parent, soit de deux parents différents. Le premier cas se réalise par autofécondation d'un parent avec la probabilité $(1 - t)1/k$; le second se réalise par croisement de deux parents

avec la probabilité $[(1 - t)(1 - 1/k) + t]$. Ces deux probabilités décrivent la structure de la variété synthétique selon l'origine des gènes, pour la première génération.

2. *Structure selon la relation d'identité.*

Soient :

— $\mathcal{S}_1$ le vecteur représentant les probabilités Δ_1, $\Delta_2 + \Delta'_2$, Δ_3 correspondant aux 3 situations d'identité à la première génération de multiplication ; c'est le « vecteur structure génotypique » de la première génération ;

— $\mathcal{S}_{P1}$ le vecteur structure selon la relation d'identité à la première génération de multiplication en panmixie ;

— $\mathcal{S}_H$ le vecteur structure selon la relation d'identité dans le cas d'hybridation.

Nous avons alors la relation :

$$\mathcal{S}_1 = (1 - t)\,\mathcal{S}_{P1} + t\,\mathcal{S}_H$$

$\mathcal{S}_{P1}$ nous est déjà connu (1[re] partie de cette étude) et

$$\mathcal{S}_H = \begin{bmatrix} \Delta_1 \\ \Delta_2 \\ \Delta'_2 \\ \Delta_3 \end{bmatrix}_H = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix}$$

La détermination de $\mathcal{S}_1$ est donc immédiate (tabl. 6).

TABLEAU 6

Structure à la première génération de multiplication avec un taux de croisement préférentiel t

$$\Delta_{1(1)} = \frac{(1 - t)}{k}\,[\Delta_{1(0)} + 1/2\,(\Delta_{2(0)} + \Delta'_{2(0)}) + 1/4\,(1 + \lambda^2)\,\Delta_{3(0)}]$$

$$\Delta_{2(1)} + \Delta_{2(1)} = \frac{1 - t}{k}\,[1/2\,(\Delta_{2(0)} + \Delta'_{2(0)}) + 1/2\,(1 - \lambda^2)\,\Delta_{3(0)}]$$

$$\Delta_{3(1)} = \frac{1 - t}{k}\,[1/4\,(1 + \lambda^2)\,\Delta_{3(0)}] + [t + (1 - t)\,(1 - 1/k)]$$

$$f_{(1)} = \frac{1 - t}{k}\,\frac{1 + f_{(0)}}{2}$$

B. — *Passage aux générations suivantes*

Si nous considérons maintenant la première génération comme la génération de départ d'un système de reproduction en panmixie, le raisonnement de la 1[re] partie peut s'appliquer. En effet, selon la relation de recombinaison, par rapport aux associations de gènes réalisées à la première génération de multiplication, les associations de gènes d'un gamète à une génération m quelconque ($m \geqslant 2$) sont soit du type *recombiné*, soit du type *non recombiné*. Selon la relation de recombinaison appliquée

à partir de la 1re génération, la structure de l'ensemble des zygotes, à une génération quelconque sera telle que :

$$\begin{aligned} \omega'_{1m} &= (1 - c)^{2(m-2)} \\ \omega'_{2m} &= 2(1 - c)^{2(m-2)}[1 - (1 - c)^{m-2}] \\ \omega'_{3m} &= [1 - (1 - c)^{2(m-2)}]^2 \end{aligned}$$

Si nous connaissons alors les structures conditionnées selon la relation d'origine et la relation d'identité correspondant aux événements C'_1, C'_2, C'_3, l'écriture de la structure de la variété synthétique à une génération quelconque sera immédiate ; ainsi par exemple :

$$\underset{m \geqslant 2}{S_m} = \omega'_{1m}\, S_{C'_1} + \omega'_{2m}\, S_{C'_2} + \omega'_{3m}\, S_{C'_3}$$

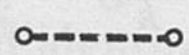
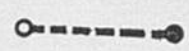
La structure dans la condition C'_3 est déjà connue, c'est la structure à l'équilibre ; par contre, il faut recalculer les structures pour les conditions C'_1 et C'_2. Remarquons que la structure dans la condition C'_1 correspondra à la structure de la deuxième génération de multiplication.

1. *Structure selon la relation de recombinaison et l'origine des gènes.*

Dans la condition C'_1, un zygote résulte de l'union de deux gamètes portant des associations de gènes réalisées à la première génération de multiplication. Dans le cas de panmixie, les gamètes peuvent alors être par rapport à la génération de départ du type non recombiné ou recombiné. Dans le cas d'hybridation, les gamètes peuvent être du type non recombiné ou recombiné, avec les possibilités indiquées dans le tableau 7. Nous appellerons hybride une association gamétique de deux gènes d'origine parentale différente ; elle est nécessairement recombinée.

TABLEAU 7

Partition de l'ensemble des gamètes données par la première génération de multiplication, selon la relation d'origine et la relation de recombinaison

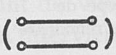
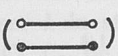
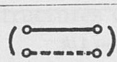
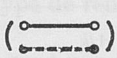
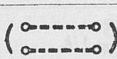
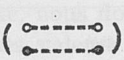
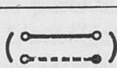
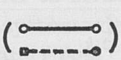
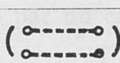
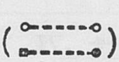
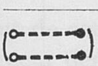
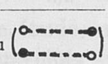
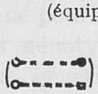
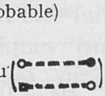
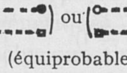
Type de gamètes		Probabilités
Parental non recombiné		$(1 - c)$
Parental recombiné		$c(1 - t)\,1/k$
Hybride recombiné		$c[t + (1 - t)(1 - 1/k)]$

Nous retrouvons évidemment là des résultats analogues à ceux obtenus chez les tétraploïdes (GALLAIS, 1971). Selon la relation d'origine, les résultats seront toujours strictement équivalents : *la recombinaison gamétique des tétraploïdes correspond à la recombinaison chromosomique des diploïdes.*

Selon les types de gamètes qui s'unissent, nous retrouvons donc les 6 situations d'origine (tabl. 5, GALLAIS, 1971) rappelées au tableau 8 ($s_{1/1}, \ldots, s_{6/1}$).

TABLEAU 8

Situations d'origine des zygotes formés à la deuxième génération par réunion de gamètes issus du même génotype de la première génération (condition C_1'). *Les probabilités composées attachées à ces situations sont indiquées, de même que les vecteurs v_i correspondants ; structure selon la relation d'identité, conditionnée par la situation d'origine.*

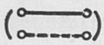
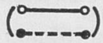
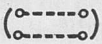
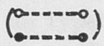
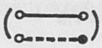
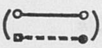
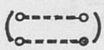
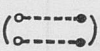
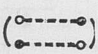
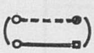
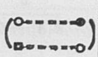
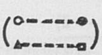
Situations d'origine des zygotes conditionnées par C_1		Probabilités de la situation d'origine — Pr. type de rencontre	Probabilités de la situation d'origine — Pr. type de zygote/rencontre	Vecteur structure conditionné (selon relation d'identité)
$s_{1/1}$		$(1 - c)^2$	$1/k$	v_1
			$1 - 1/k$	v_4
$s_{2/1}$		$2c(1 - c)\,(1 - t)\,1/k$	$1/k$	v_1
			$1 - 1/k$	v_4
$s_{3/1}$		$c^2(1 - t)^2 1/k^2$	$1/k$	v_1
			$1 - 1/k$	v_4
$s_{4/1}$		$2c(1 - c)[t + (1 - t)(1 - 1/k)]$	$2/k$	v_3
			$\frac{k - 2}{k}$	v_4
$s_{5/1}$		$2c^2(1 - t)1/k[t + (1 - t)(1 - 1/k)]$	$2/k$	v_3
			$\frac{k - 2}{k}$	v_4
$s_{6/1}$	 ou  (équiprobable)	$c^2[t + (1 - t)\,(1 - 1/k)]^2$	$\frac{2}{k(k - 1)}$	v_2
				v_4
	 ou  (équiprobable)		$\frac{4(k - 2)}{k(k - 1)}$	v_3
				v_4
			$\frac{(k - 2)\,(k - 3)}{k\,(k - 1)}$	v_4

Dans la condition C'_2, il ne reste plus que 5 situations possibles ($s_{2/2}$, $s_{3/2}$, $s_{4/2}$, $s_{5/2}$, $s_{6/2}$) (tabl. 9) et dans la condition C'_3 il ne reste que $s_{3/3}$, $s_{5/3}$ et $s_{6/3}$ qui conduisent évidemment aux situations d'origine de la condition C_3 (tabl. 3).

La structure génotypique en probabilité, selon la relation d'origine, peut s'obtenir dans chaque condition C'_1, C'_2, C'_3 en regroupant les zygotes de même situation d'ori-

TABLEAU 9

Situations d'origine des zygotes dans la condition C'_2, probabilités composées attachées et vecteurs v_i correspondants, structure selon la relation d'identité, conditionnée par la situation d'origine.

Situations d'origine des zygotes C'_2		Probabilité Type de rencontre	Probabilité Type de zygote/rencontre	Vecteurs situation d'identité
$s_{2/2}$		$(1-c)\,1/k$	$1/k$	v_1
			$1-1/k$	v_4
$s_{3/2}$		$c(1-t)\,1/k^2$	$1/k$	v_1
			$1-1/k$	v_4
$s_{4/2}$		$(1-c)\,(1-1/k)$	$2/k$	v_3
			$\frac{k-2}{k}$	v_4
$s_{5/2}$		$c[t+2(1-t)\,(1-1/k)]\,1/k$	$2/k$	v_3
			$\frac{k-2}{k}$	v_4
$s_{6/2}$	 ou 	$c(1-1/k)[t+(1-t)(1-1/k)]$	$\frac{2}{k(k-1)}$	v_2 / v_4
	 ou 		$\frac{4(k-2)}{k(k-1)}$	v_3 / v_4
			$\frac{(k-2)\,(k-3)}{k(k-1)}$	v_4

gine, par application du théorème des probabilités totales et composées (somme des probabilités composées correspondantes Pr type de rencontre × Pr type de zygote/rencontre). Soit alors $S_{C'_1}$, $S_{C'_2}$, $S_{C'_3}$ les structures génotypiques selon la

relation d'origine correspondant aux événements C'_1, C'_2, C'_3, et S la structure de la population. D'après ce qui précède, il est immédiat que :

$$\underset{m\geqslant 2}{S_m} = \omega'_{1_m} S_{C'_1} + \omega'_{2_m} S_{C'_2} + \omega'_{3_m} S_{C'_3}$$

L'évolution au cours des générations de multiplication de cette structure est étudiée dans une application numérique. Dans une étude précédente, (GALLAIS, 1970) nous avons souligné l'intérêt d'une telle structure, indépendante de l'hypothèse d'absence de sélection des parents.

2. *Structure selon la relation d'identité.*

A chaque type de situations d'origine des zygotes, définies dans les tableaux 3, 8 et 9, nous pouvons associer un vecteur structure selon la relation d'identité. De ce point de vue la relation de recombinaison, dans une structure donnée (C'_1, C'_2 ou C'_3) n'intervient pas : les 4 vecteurs structure selon la relation d'identité (v_i), conditionnés selon la relation d'origine (tabl. 5), sont donc suffisants.

Pour passer à la structure selon la relation d'identité, il suffit dans chaque condition C_1, C'_2, C'_3, de regrouper les zygotes de même situation d'identité, ce qui conduit aux structures conditionnées $\mathcal{S}_{C'_1}$, $\mathcal{S}_{C'_2}$, $\mathcal{S}_{C'_3}$. Ainsi par exemple, sous forme condensée :

$\mathcal{S}_{C'_1} = \Sigma$[Pr type de rencontre $C_1 \times$ Pr type de zygote/rencontre C_1] vecteur situation d'identité correspondant

$\mathcal{S}_{C'_1}$, $\mathcal{S}_{C'_2}$, $\mathcal{S}_{C'_3}$ étant connus, il en résulte $\mathcal{S}_m$:

$$\underset{m\geqslant 2}{\mathcal{S}_m} = \omega_{1_m} \mathcal{S}_{C'_1} + \omega'_{2_m} \mathcal{S}_{C'_2} + \omega'_{3_m} \mathcal{S}_{C'_3}$$

En annexe, nous donnons les résultats de l'évolution de ce type de structure, pour différentes valeurs des paramètres t, k, c, n nombre de générations d'autofécondation des parents, m nombre de générations de multiplication de la variété synthétique). L'autofécondation a été le seul système de reproduction envisagé pour faire varier la structure de départ, mais, il serait possible en fait d'envisager l'effet de tout système de reproduction en consanguinité. Il faut noter qu'à coefficient de consanguinité f égal, la structure réalisée par l'autofécondation serait différente de celle créée par un croisement frère × sœur par exemple.

IV. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Le but de cette étude, n'est pas de donner des conclusions générales, *a priori*, sur la vigueur des variétés synthétiques en fonction de leur structure. Cette interprétation ne pourrait être faite que si nous connaissions la valeur moyenne des trois structures génotypiques (*iikk*), (*iikl*) ou (*ijkk*) et (*ijkl*). Toutefois, avec des hypothèses génétiques simples, par exemple avantage marqué de l'état (*ijkl*), certaines conclusions simples pourraient être dégagées. Nous donnerons quelques particularités de l'effet des paramètres (k, t, λ, n, m) sur la structure. Les tableaux donnés en annexe devraient permettre au lecteur de dégager d'autres conclusions, car avec 8 paramètres en cause : 5 paramètres de la structure (k, t, λ, n, m) et 3 paramètres des valeurs génotypiques moyennes, il est difficile d'envisager tous les effets possibles, effets simples et effets combinés.

1. — *Quelques résultats particuliers dans le cas de panmixie*

En panmixie ($t = 0$) les résultats montrent qu'après la 2^e^ génération de multiplication, la structure ne subit pas de profonds remaniements ; ainsi, entre la 2^e^ et la 3^e^ génération de multiplication, une évolution de la vigueur sera difficile à mettre en évidence, même si une tendance existe. *L'évolution attendue sera d'autant plus faible que les parents seront en nombre élevé, peu consanguins, et que les gènes concernés seront peu liés entre eux.* A partir de la 1^re^ génération, la tendance observée est toujours la même : (*ijkl*) et (*iikk*) diminuent, alors que (*iikl*) augmente. Selon la valeur donnée aux différentes structures, la vigueur pourrait donc augmenter ou diminuer, à partir de la 1^re^ génération : le système de reproduction étudié ne commence en effet qu'à cette génération ; comme nous l'avons signalé dans une étude précédente sur les tétraploïdes (GALLAIS, 1971) il faut distinguer 2 phases :

— le passage de la génération de départ, à la 1^re^ génération ;

— l'évolution à partir de la 1^re^ génération.

Le linkage agit surtout sur la vitesse d'évolution : il ralentit sensiblement de la même façon l'évolution vers l'état d'équilibre des fréquences des structures (*ijkl*) et (*iikk*) ; il ralentit très fortement l'évolution de la fréquence de (*iikl*), structure qui fait le plus appel à la recombinaison. Il en résulte que si les gènes contrôlant le caractère quantitatif sont essentiellement formés de couples assez indépendants entre eux, mais avec une assez forte liaison entre les 2 loci d'un couple, la vigueur peut subir une évolution non perceptible entre 2 générations successives (2^e^ et 3^e^) mais perceptible à long terme. Cet effet est donc important pour situer la génération de commercialisation. Avec une liaison assez intense, l'écart à l'équilibre en 2^e^ ou 3^e^ génération de multiplication est d'autant plus grand que le nombre de parents est faible et qu'ils sont plus consanguins.

L'effet du linkage sur la structure à l'équilibre est très faible dès que $k > 2$. Cette structure ne change que très lentement sous l'influence du nombre de parents dès que $k > 8$. Du point de vue de la vigueur, il faudra augmenter d'autant plus le nombre de parents que ceux-ci seront plus consanguins, et que les interactions (*ijkl*) seront fortes ; cette conclusion n'est pas différente dans sa nature de celle d'une étude précédente (GALLAIS, 1967), et de celles de GILMORE (1969) et BUSBICE (1970), mais, elle l'est quantitativement, l'effet du nombre de parents et de leur consanguinité étant plus sensible sur la fréquence des associations (*ijkl*) que sur la fréquence des associations (*ij*) ou (*kl*) mesurée par $(1 - f)$.

2. — *Quelques résultats particuliers dans le cas de croisement préférentiel*

Dans le cas de croisement préférentiel, le système de reproduction comprend en fait 3 phases :

— passage de la génération de départ à la 1^re^ génération ;

— passage de la 1^re^ génération à la deuxième ;

— évolution à partir de la 2^e^ génération.

La structure génotypique de la variété synthétique subit de profonds remaniements jusqu'à la 2^e^ génération de multiplication. D'un point de vue appréciation de variabilité de la vigueur, si *l'épistasie est un facteur important de variabilité de la valeur génotypique,* il sera dangereux de faire des tests avant la 2^e^ génération.

Le taux de croisement préférentiel diminue l'action du linkage : il fait progresser plus vite vers l'état d'équilibre et d'autant plus qu'il est plus élevé (dans une situation classique, extrême, $t = 1$, $k = 2$, $c = 0,50$, l'équilibre est atteint dès la 2^e génération de multiplication). La structure à l'équilibre est évidemment la même que dans le cas de panmixie et varie comme nous l'avons indiqué précédemment.

A la 2e génération, pour un taux de liaison fixé, les structures (*ijkl*) et (*iikk*) diminuent et (*iikl*) augmentent d'autant plus que le taux de croisement est élevé et que les parents sont peu nombreux et plus consanguins. A taux de croisement préférentiel fixé, ($0 < t \leqslant 1$), les conclusions sont de même nature que dans le cas de panmixie ($t = 0$) : le linkage ralentit la progression vers l'état d'équilibre, mais d'autant moins que t est élevé. Ainsi, contrairement à la situation de panmixie, si t est élevé (proche de 1), la structure ne subira pas d'évolution très sensible même à longue échéance, sauf dans le cas extrême d'une liaison très intense (avec $t = 1$, pour une liaison moyenne entre les couples de loci de 0,25, l'évolution est très faible). Ainsi, même dans le cas d'épistasie, si celle-ci est limitée aux couples de loci, il sera possible de comparer valablement pour leur vigueur des variétés synthétiques dès leur 2e génération s'il y a croisement total ($t = 1$) au niveau de l'isolement de départ.

Comme nous l'avons déjà signalé, il est difficile de prévoir le sens d'évolution de la vigueur, sans donner une valeur aux structures génotypiques. Si l'état hétérozygote est statistiquement avantageux, il est évident que dans le cas d'autostérilité forte ($t = 1$), la vigueur sera maximum à la 1re génération ; elle diminuera en passant à la 2e génération, d'autant plus que les parents seront peu nombreux, consanguins et que les interactions entre 4 gènes différents (*ijkl*) seront fortes, mais, à partir de la 2e génération, selon la valeur donnée aux structures, il pourrait y avoir augmentation de la vigueur ou diminution. Si la vigueur dépend fortement des interactions supposées favorables (*ijkl*), elle ne peut que tendre à diminuer ; mais, si elle dépend fortement des interactions (*iikk*), supposées défavorables, elle peut augmenter dans le cas d'un faible nombre de parents ($k = 2$), avec un linkage intense. Rappelons toutefois, que dans le cas d'autostérilité forte ($t = 1$), cas envisagé ici, l'évolution attendue après la 2e génération sera de très faible amplitude.

CONCLUSIONS

D'un point de vue théorique, l'introduction de la relation de lien et de la relation d'origine a permis l'étude d'un système de reproduction relativement complexe, mais correspondant à un système utilisé en amélioration des plantes allogames pour la création de variétés synthétiques. Certaines hypothèses peuvent encore sembler restrictives. Nous pensons que la méthode de raisonnement développée ici devrait permettre l'étude de cas encore plus complexes, mais réels : en particulier celui des déviations par rapport à la panmixie après la 2e génération de multiplication du type de celles déjà discutées (GALLAIS, 1970).

Il faut, bien sûr, tendre à élaborer un modèle avec le minimum d'hypothèses ; mais alors, le nombre de paramètres augmente très vite, ce qui compromet l'utilisation du modèle pour certains types de problèmes. L'estimation de tous les paramètres en cause n'est pas toujours possible. Mais il faut bien toujours avoir une

bonne connaissance biologique et génétique de son matériel. Il faudrait un modèle avec le *minimum d'hypothèses et le minimum de paramètres* : il semble qu'il y ait contradiction entre ces deux exigences. Aussi, le but de telles études doit-il être surtout la *hiérarchisation* a priori *de l'importance des différents paramètres.* Cette étude a des conséquences à deux niveaux :

1. — *Analyse génétique de la vigueur*

Les résultats de cette étude théorique permettront une analyse des courbes d'évolution de la vigueur d'un ensemble de variétés synthétiques expérimentales. Connaissant le nombre de parents et leur consanguinité, l'importance du phénomène d'autostérilité et le rôle de l'épistasie pourront être précisés. Si le taux d'autostérilité peut être déterminé plus directement, l'analyse sera améliorée. L'influence de l'épistasie sera détectée par l'absence de relation linéaire entre la vigueur et le coefficient de consanguinité ; mais une relation linéaire ne permettra pas de conclure à l'absence d'épistasie, pour les raisons génétiques déjà signalées, mais aussi par l'imprécision de l'expérience.

Si un effet de l'épistasie est mis en évidence, en introduisant dans l'interprétation une valeur moyenne de la fréquence de recombinaison (HANSON, 1962) connaissant les autres paramètres qui agissent sur la structure génotypique de la variété synthétique, certains effets génétiques pourront être estimés : moyenne des effets de dominance E (β_{ii}) et moyenne des interactions entre deux loci. Cette estimation se réalisera par la technique de régression multiple à partir des expressions théoriques de la vigueur introduites dans la première partie de cette étude ; par exemple nous pouvons écrire :

$$\mu_{1m} = a + b f_m + c\Delta_{1m}$$

Si les hypothèses sur le linkage et l'épistasie sont respectées :

$a = \mu$, moyenne de la population panmictique de départ
$b = \mathrm{E}\,(\beta_{ii})$ et $c = \mathrm{E}\,(\delta_{iikk})$, effets génétiques moyens.

DESSUREAUX et GALLAIS (1971) ont fait une application de ce type, sur luzerne, en tenant compte de l'état autotétraploïde. A la Station d'Amélioration des Plantes fourragères de Lusignan, une application est en cours, avec une expérience réalisée sur deux graminées fourragères diploïdes (Fétuque des prés, Ray-grass italien) dans le cadre du groupe de travail « Fourrages ».

Si l'épistasie affecte plus de deux loci, la valeur explicative du modèle ne disparaît pas. Compte tenu du fait que les coefficients des termes d'épistasie sont de plus en plus faibles avec l'augmentation du nombre de loci en jeu, il est fort probable que le modèle « deux loci » expliquera la plus grande partie de la variation, mais, dans une telle situation, il ne faudra pas chercher une signification génétique aux coefficients de régression estimés : ils représenteraient une estimation biaisée des effets génétiques moyens.

2. — *Prévision de la vigueur des variétés synthétiques*

Face à un ensemble de variétés synthétiques, le sélectionneur désire faire un tri le plus précoce possible, dès la première génération par exemple. S'il y a épistasie, ce tri présente le moins de risque dans le cas de panmixie, avec un nombre assez

élevé de parents peu consanguins et avec une faible influence du linkage. Dans les autres cas, et avec autostérilité, ce tri devra être repoussé au niveau de la deuxième génération de multiplication. Par rapport à la panmixie, l'autostérilité diminue l'influence du linkage et permet donc, à effet égal de l'épistasie, de faire un tri en deuxième génération avec moins de risque.

Les expressions théoriques de la vigueur, considérées comme des équations de régression multiple, permettent de passer directement à des équations de prévision de la vigueur d'un groupe de variétés, d'une façon plus générale que celle introduite par BUSBICE (1970). Si les hypothèses qui conduisent à de telles équations ne sont pas respectées, nous avons vu qu'il ne faut pas chercher une signification génétique aux coefficients *a*, *b* et *c*. Mais, si la valeur explicative du modèle reste, alors ces coefficients peuvent être utilisés pour prévoir la valeur d'un groupe de variétés synthétiques à une génération quelconque, connaissant les paramètres de la structure génotypique.

Un tel principe de prévision doit pouvoir aussi s'appliquer à une variété synthétique particulière. Mais, pour le sélectionneur, dès le départ, il faudrait des règles permettant de choisir, avec le minimum de risque, les parents susceptibles de donner les meilleures variétés synthétiques. La méthode de raisonnement développée dans cette étude doit permettre une première approche de ce problème.

Reçu pour publication en août 1971.

SUMMARY

VIGOUR OF SYNTHETIC DIPLOID VARIETIES IN ADVANCED GENERATIONS. III. — EFFECT OF EPISTASIS AND LINKAGE IN THE CASES OF RANDOM MATING AND PREFERENTIAL CROSSING

Three concepts of dependance between genes have been used for the study of expected genotypic structure of diploid synthetic varieties : link, origin and identity, relationships. The parameters introduced are : the value of linkage between two loci (c or λ), the number of parents (k), the genotypic structure of the parents induced by n generations of selfing, one type of departure from random mating (preferential crossing with probability t), and the rank of the generation of multiplication m. A numerical application allows us to precise the influence of these parameters.

From the second generation the change in expected genotypic structure will be all the less than the parents will be more numerous, less inbred and with a weaker linkage value between loci. With random mating the linkage slows down the change in advanced generations all the more than the parents are less numerous and more inbred. With our assumptions the preferential crossing diminishes the linkage effects in advanced generations and the equilibrium state is more rapidly approached.

With given mean values of each genotypic structure, some laws of vigour in advanced generations could be precised. In addition to previous studies (GALLAIS, 1967, 1970 *a*) the effect of epistasis can be studied. It appears that the number of parents must be increased all the more than the parents will be more inbred and with stronger epistatic effects dominance $\times$ dominance.

In conclusion the utilization of the results from this study is briefly discussed : analysis and prediction of the vigour of synthetic varieties

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAUMAN L. F., 1959. Evidence of non allelic gene interaction in determining yield, ear height, and kernel now number in corn. *Agron. J.*, **51**, 531-534.

BUSBICE Thad H., 1970. Predicting yield of synthetic varieties. *Crop Sci.*, **10**, 265-269.

DESSUREAUX L., GALLAIS A., 1971. évaluation of fertility in the advanced generations of an alfalfa two clone synthetic. *Canad. J. Genet. Cytol.* (sous presse).

GALLAIS A., 1967 *a*. Modèle pour l'étude des effets génétiques. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 229-242.

GALLAIS A., 1967 *b*. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication. I. En régime de panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 291-301.

GALLAIS A., 1970 *a*. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication. II. Avec déviations par rapport à la panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, 5-26.

GALLAIS A., 1970 *b*. Covariances entre apparentés quelconques avec linkage et épistasie. II. Évolution en régime d'autofécondation. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **2**, 417-427.

GALLAIS A., 1971. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques tétraploïdes au cours des générations de multiplication. II. Avec déviations par rapport à la panmixie : influence de l'autostérilité. *Ann. Amélior. Plantes*, **21** (sous presse).

GAMBLE E. E., 1962. Gene effects in corn. I. Separation and relative importance of gene effects for yield. *Canad. J. Plant Sci.*, **42**, 339-348.

GILLOIS M., 1964. *La relation d'identité en génétique.* Thèse Fac. Sci. Paris, pp. 295.

GILMORE E. C., 1969. Effect of inbreeding on parental lines on predicted yields of synthetics. *Crop. Sci.*, **9**, 102-104.

HANSON W. D., 1959. The breakup of initial linkage blocks under selected mating systems. *Genetics*, **44**, 857-868.

HANSON W. D., 1962. Average recombination per chromosome. *Genetics*, **47**, 407-416.

KEMPTHORNE O., 1957. *An introduction to genetic statistics.* J. Wiley, New York, 545 p.

L'HÉRITIER Ph., 1954. *Traité de génétique. II. La génétique des populations.* P. U. F., Paris.

SPRAGUE G. F., THOMAS W. I., 1967. Further evidence of epistasis in single and three way cross yields of maize. *Crop Sci.*, **7**, 355-357.

ANNEXE

APPLICATION NUMÉRIQUE

Des conclusions précises ne peuvent être tirées de l'étude présente qu'en donnant une valeur aux différents paramètres (k, t, c) et en fixant une structure de départ. Pour faire varier la structure de départ des parents, nous avons choisi l'autofécondation caractérisée par n, nombre de générations d'autofécondation des parents ; le nombre de générations de multiplication de la variété synthétique sera caractérisé par m. Les calculs ont été effectués à l'aide d'un petit calculateur électronique Loci-Wang :

— k a pris les valeurs 2, 4, 6, 8 ;

— t a pris les valeurs 0,5, 1 pour toutes les 4 valeurs de k ;

— c a pris les valeurs 0,5, 0,25 pour les 3 valeurs de t et en plus 0,125 pour les 4 valeurs de k ;

— n pour chacune des combinaisons de k, t, c, n, a pris les valeurs 0, 1, 2, 3, 4, 5 ;

— m a pris les valeurs 0, 1, 2, 3, 4 et ∞ (équilibre).

Les tableaux 1 à 6 donnent les résultats du calcul pour certaines combinaisons de paramètres. Chaque tableau correspond à une valeur de t et de c et comprend les résultats pour les 4 valeurs de k. Pour une valeur donnée de k, le nombre de générations d'autofécondation des parents prend les valeurs de 4, 3, 2, 1, 0 (1re colonne), et pour une génération d'autofécondation, il y a 3 lignes :

— 1re ligne : Prob. $(iikk) = \Delta_1$;
— 2e ligne : Prob. $(iikl + ijkl) = \Delta_2 + \Delta'_2$;
— 3e ligne : Prob. $(ijkl) = \Delta_3$.

Les 6 colonnes de résultats, sont les vecteurs structure des différentes générations ; pour n fixé : de gauche à droite :

— 1re colonne : structure à l'équilibre ($m = \infty$) ;
— 2e colonne : structure de la 4e génération ($m = 4$) ;
— 3e — : — de la 3e génération
— 4e — : — de la 2e génération
— 5e — : — de la 1re génération
— 6e — : — de départ.

Les figures illustrent quelques évolutions typiques.

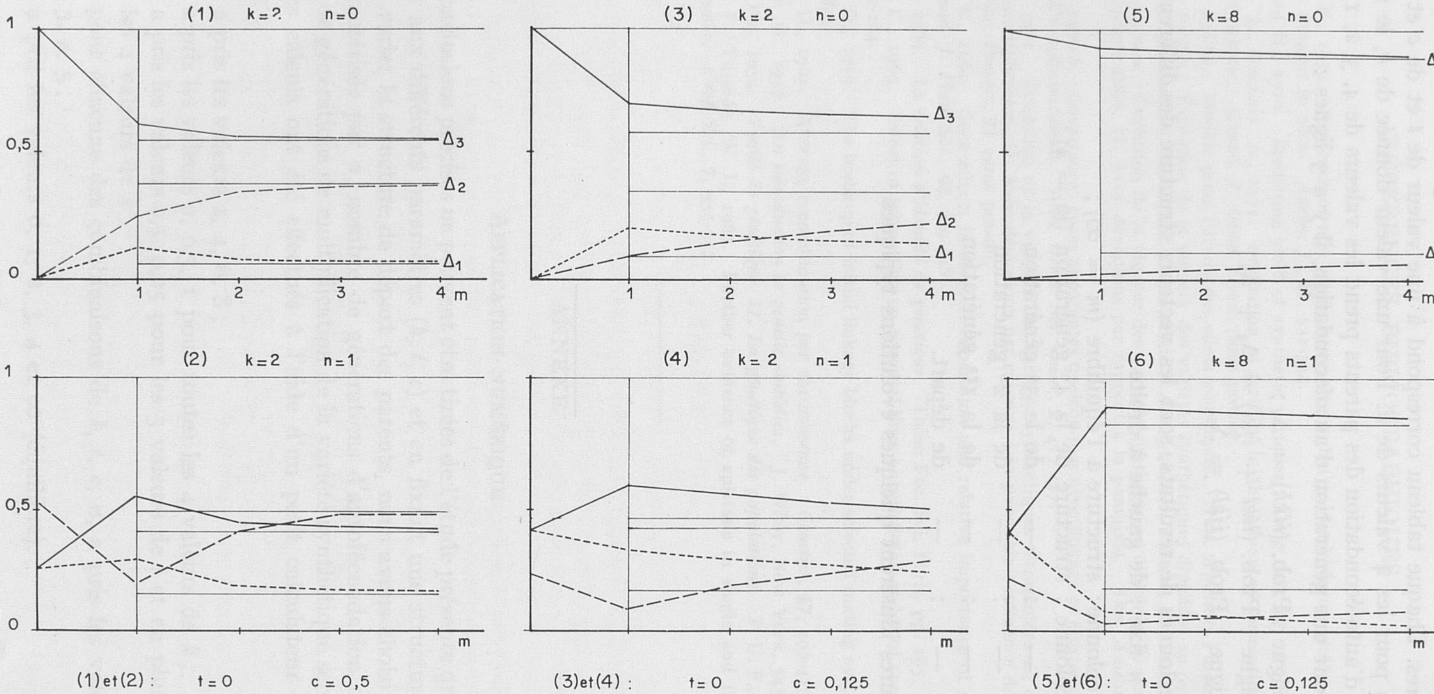


FIG. 1. — *Évolution de la structure génotypique d'une variété synthétique diploïde dans quelques cas particuliers*

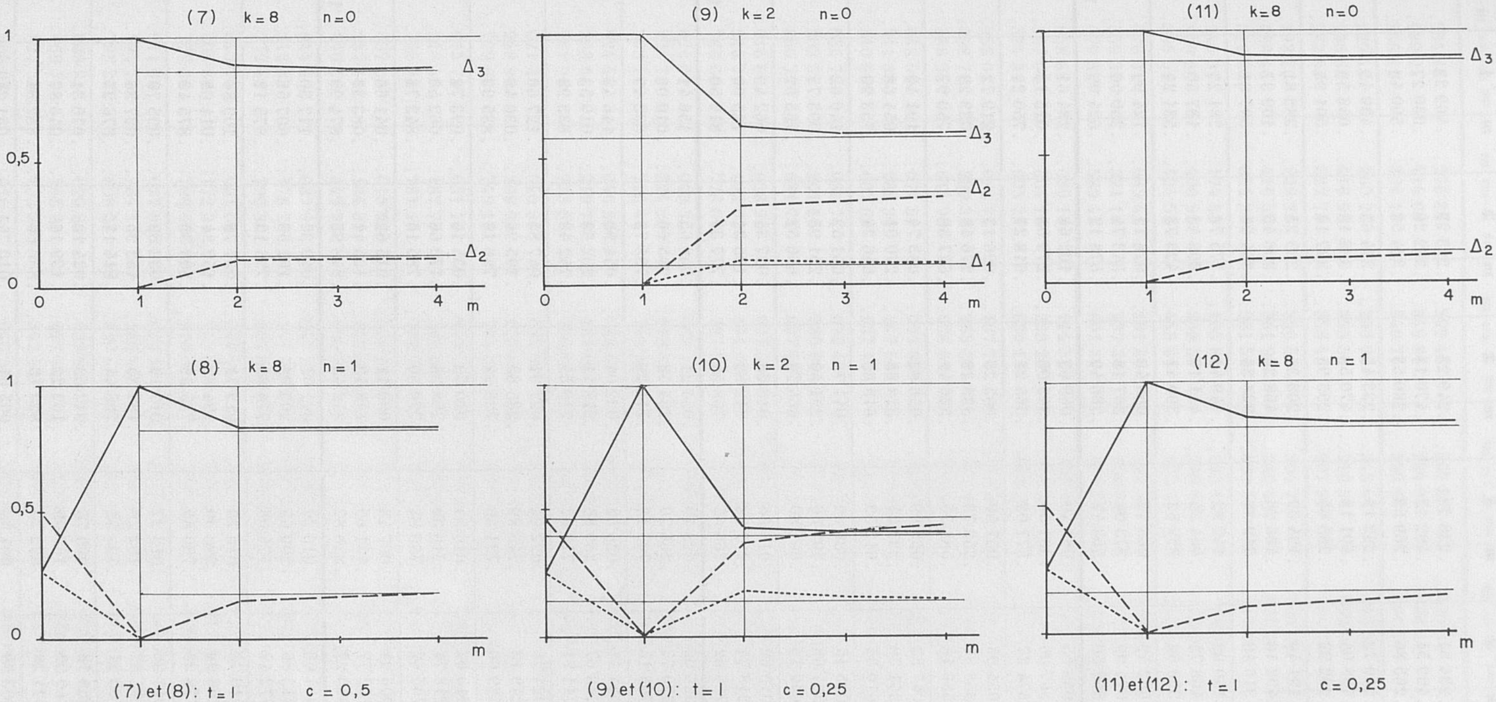


FIG. 2. — *Évolution de la structure génotypique d'une variété synthétique diploïde dans quelques cas particuliers*

$t = 0 \quad , \quad c = 0{,}5$

k	n	$m = \infty$	$m = 4$	$m = 3$	$m = 2$	$m = 1$	$m = 0$
2	4	.234 61 .499 51 .265 86	.238 28 .492 17 .269 53	.249 28 .470 18 .280 53	.293 27 .382 20 .324 52	.469 23 .030 27 .500 48	.878 90 .117 18 .003 90
	3	.219 72 .498 04 .282 22	.223 15 .491 18 .285 65	.233 45 .470 58 .295 95	.274 65 .388 18 .337 15	.439 45 .058 59 .501 95	.765 62 .218 75 .015 62
	2	.191 40 .492 18 .316 40	.194 39 .486 20 .319 39	.203 36 .468 26 .328 36	.239 25 .396 48 .364 25	.382 81 .109 37 .507 81	.562 50 .374 99 .062 50
	1	.140 62 .468 75 .390 62	.142 82 .464 35 .392 82	.149 41 .451 17 .399 41	.175 78 .398 43 .425 78	.281 24 .187 50 .531 24	.249 99 .500 00 .250 00
	0	.062 49 .374 99 .562 50	.063 47 .373 04 .563 47	.066 40 .367 18 .566 40	.078 12 .343 74 .578 12	.124 99 .250 00 .624 99	.000 00 .000 00 1.000 00
4	4	.058 65 .367 06 .574 27	.061 40 .361 56 .577 02	.069 65 .345 06 .585 27	.102 64 .279 08 .618 27	.234 61 .015 13 .750 24	.878 90 .117 18 .003 90
	3	.054 93 .358 88 .586 18	.057 50 .353 73 .588 75	.065 23 .338 28 .596 48	.096 13 .276 48 .627 38	.219 72 .029 29 .750 97	.765 62 .218 75 .015 62
	2	.047 85 .341 79 .610 35	.050 09 .337 31 .612 59	.056 82 .323 85 .619 32	.083 74 .270 01 .646 24	.191 40 .054 68 .753 90	.562 50 .374 99 .062 50
	1	.035 15 .304 68 .660 15	.036 80 .301 39 .661 80	.041 74 .291 50 .666 74	.061 52 .251 95 .686 52	.140 62 .093 75 .765 62	.249 99 .500 00 .250 00
	0	.015 62 .218 74 .765 62	.016 35 .217 28 .766 35	.018 55 .212 89 .768 55	.027 34 .195 31 .777 34	.062 49 .125 00 .812 50	.000 00 .000 00 1.000 00
6	4	.026 06 .270 77 .703 15	.028 10 .266 70 .705 18	.034 21 .254 48 .711 29	.058 65 .205 60 .735 73	.156 41 .010 09 .833 49	.878 90 .117 18 .003 90
	3	.024 41 .263 67 .711 91	.026 32 .259 85 .713 82	.032 04 .248 41 .719 54	.054 93 .202 63 .742 43	.146 48 .019 53 .833 98	.765 62 .218 75 .015 62
	2	.021 26 .249 13 .729 60	.022 92 .245 80 .731 26	.027 91 .235 83 .736 24	.047 85 .195 96 .756 18	.127 60 .036 45 .835 93	.562 50 .374 99 .062 50
	1	.015 62 .218 74 .765 62	.016 84 .216 30 .766 84	.020 50 .208 98 .770 50	.035 15 .179 68 .785 15	.093 74 .062 50 .843 74	.249 99 .500 00 .250 00
	0	.006 94 .152 77 .840 27	.007 48 .151 69 .840 82	.009 11 .148 43 .842 44	.015 62 .135 41 .848 95	.041 66 .083 33 .874 99	.000 00 .000 00 1.000 00
8	4	.014 66 .212 86 .772 47	.016 26 .209 65 .774 08	.021 07 .200 02 .778 89	.040 32 .161 53 .798 13	.117 30 .007 56 .875 12	.878 90 .117 18 .003 90
	3	.013 73 .206 90 .779 35	.015 23 .203 90 .780 85	.019 74 .194 89 .785 36	.037 76 .158 84 .803 39	.109 86 .014 64 .875 48	.765 62 .218 75 .015 62
	2	.011 96 .194 82 .793 21	.013 27 .192 20 .794 52	.017 19 .184 35 .798 44	.032 89 .152 95 .814 14	.095 70 .027 34 .876 95	.562 50 .374 99 .062 50
	1	.008 78 .169 92 .821 28	.009 75 .167 99 .822 25	.012 63 .162 23 .825 13	.024 16 .139 16 .836 66	.070 31 .046 87 .882 81	.249 99 .500 00 .250 00
	0	.003 90 .117 18 .878 90	.004 33 .116 33 .879 33	.005 61 .113 76 .880 61	.010 74 .103 51 .885 74	.031 24 .062 50 .906 25	.000 00 .000 00 1.000 00

k	n	$m = \infty$	$m = 4$	$m = 3$	$m = 2$	$m = 1$	$m = 0$
		.234 86	.276 88	.309 46	.367 35	.470 24	.884 53
	4	.499 01	.414 98	.349 81	.234 03	.028 26	.105 92
		.266 11	.308 13	.340 71	.398 60	.501 49	.009 53
		.220 43	.260 25	.290 96	.345 47	.442 26	.780 51
	3	.496 63	.416 98	.355 56	.246 54	.052 96	.188 96
		.282 93	.322 75	.353 46	.407 97	.504 76	.030 51
		.193 26	.229 23	.256 51	.304 77	.390 25	.597 65
2	2	.488 46	.416 52	.361 97	.265 45	.094 48	.304 68
		.318 26	.354 23	.381 51	.429 77	.515 25	.097 65
		.145 01	.174 53	.195 84	.233 18	.298 82	.312 49
	1	.459 96	.400 92	.358 30	.283 63	.152 34	.375 00
		.395 01	.424 53	.445 84	.483 18	.548 82	.312 50
		.070 31	.089 41	.101 34	.121 58	.156 24	.000 00
	0	.359 37	.321 16	.297 30	.256 83	.187 49	.000 00
		.570 31	.589 41	.601 34	.621 58	.656 25	1.000 00
		.058 68	.090 13	.114 55	.157 96	.235 12	.884 53
	4	.367 00	.304 10	.255 26	.168 44	.014 13	.105 92
		.574 31	.605 75	.630 18	.673 59	.750 74	.009 53
		.055 01	.084 71	.107 70	.148 55	.221 13	.780 51
	3	.358 71	.299 32	.253 33	.171 63	.026 48	.188 96
		.586 26	.615 96	.638 95	.679 80	.752 38	.030 51
		.048 08	.074 59	.094 95	.131 05	.195 12	.597 65
4	2	.341 33	.288 30	.247 59	.175 38	.047 24	.304 68
		.610 58	.637 09	.657 45	.693 55	.757 62	.097 65
		.035 70	.056 74	.072 49	.100 28	.149 41	.312 49
	1	.303 58	.261 50	.230 01	.174 43	.076 17	.375 00
		.660 70	.681 74	.697 49	.725 28	.774 41	.312 50
		.016 60	.028 98	.037 50	.052 30	.078 12	.000 00
	0	.216 79	.192 03	.174 98	.145 38	.093 74	.000 00
		.766 60	.778 98	.787 50	.802 30	.828 12	1.000 00
		.026 07	.049 35	.067 44	.099 59	.156 74	.884 53
	4	.270 76	.224 20	.188 02	.123 72	.009 42	.105 92
		.703 16	.726 44	.744 52	.776 67	.833 83	.009 53
		.024 44	.046 39	.063 41	.093 66	.147 42	.780 51
	3	.263 61	.219 71	.185 66	.125 16	.017 65	.188 96
		.711 94	.733 89	.750 91	.781 16	.834 92	.030 51
		.021 33	.040 85	.055 91	.082 63	.130 08	.597 65
6	2	.248 99	.209 94	.179 83	.126 39	.031 49	.304 68
		.729 66	.749 19	.764 24	.790 97	.838 41	.097 65
		.015 78	.031 10	.042 70	.063 24	.099 60	.312 49
	1	.218 42	.187 79	.164 58	.123 51	.050 78	.375 00
		.765 78	.781 10	.792 70	.813 24	.849 60	.312 50
		.007 23	.015 92	.022 13	.033 00	.052 08	.000 00
	0	.152 19	.134 82	.122 39	.100 65	.062 49	.000 00
		.840 56	.849 25	.855 46	.866 33	.885 41	1.000 00
		.014 66	.032 99	.047 23	.072 55	.117 56	.884 53
	4	.212 85	.176 20	.147 71	.097 07	.007 06	.105 92
		.772 48	.790 80	.805 04	.830 36	.875 37	.009 53
		.013 74	.031 01	.044 41	.068 23	.110 56	.780 51
	3	.206 88	.172 34	.145 54	.097 90	.013 24	.188 96
		.779 36	.796 63	.810 04	.833 86	.876 19	.030 51
		.011 99	.027 32	.039 16	.060 20	.097 56	.597 65
8	2	.194 76	.164 10	.140 41	.098 34	.023 62	.304 68
		.793 24	.808 57	.820 41	.841 45	.878 81	.097 65
		.008 85	.020 81	.029 92	.046 07	.074 70	.312 49
	1	.169 78	.145 87	.127 64	.095 34	.038 08	.375 00
		.821 35	.833 31	.842 42	.858 57	.887 20	.312 50
		.004 02	.010 68	.015 53	.024 05	.039 06	.000 00
	0	.116 94	.103 63	.093 93	.076 88	.046 87	.000 00
		.879 02	.885 68	.890 53	.899 05	.914 06	1.000 00

$t = 0{,}5\ ,\quad c = 0{,}5$

k	n	$m = \infty$	$m = 4$	$m = 3$	$m = 2$	$m = 1$	$m = 0$
2	4	.234 6	.235 5	.238 2	.249 2	.234 6	.878 9
		.499 5	.497 6	.492 1	.470 1	.015 1	.117 1
		.265 8	.266 7	.269 5	.280 5	.750 2	.003 9
	3	.219 7	.220 5	.223 1	.233 4	.219 7	.765 6
		.498 0	.496 3	.491 1	.470 5	.029 2	.218 7
		.282 2	.283 0	.285 6	.295 9	.750 9	.015 6
	2	.191 4	.192 1	.194 3	.203 3	.191 4	.562 5
		.492 1	.490 6	.486 2	.468 2	.054 6	.374 9
		.316 4	.317 1	.319 3	.328 3	.753 9	.062 5
	1	.140 6	.141 1	.142 8	.149 4	.140 6	.249 9
		.468 7	.467 6	.464 3	.451 1	.093 7	.500 0
		.390 6	.391 1	.392 8	.399 4	.765 6	.250 0
	0	.062 4	.062 7	.063 4	.066 4	.062 4	.000 0
		.374 9	.374 5	.373 0	.367 1	.125 0	.000 0
		.562 5	.562 7	.563 4	.566 4	.812 5	1.000 0
4	4	.058 6	.060 5	.066 2	.089 2	.117 3	.878 9
		.367 0	.363 2	.351 7	.305 9	.007 5	.117 1
		.574 2	.576 1	.581 9	.604 8	.875 1	.003 9
	3	.054 9	.056 7	.062 0	.083 5	.109 8	.765 6
		.358 8	.355 3	.344 5	.301 6	.014 6	.218 7
		.586 1	.587 9	.593 3	.614 7	.875 4	.015 6
	2	.047 8	.049 4	.054 0	.072 7	.095 7	.562 5
		.341 7	.338 6	.329 3	.291 9	.027 3	.374 9
		.610 3	.611 9	.616 5	.635 2	.876 9	.062 5
	1	.035 1	.036 3	.039 7	.053 4	.070 3	.249 9
		.304 6	.302 3	.295 5	.268 0	.046 8	.500 0
		.660 1	.661 3	.664 7	.678 4	.882 8	.250 0
	0	.015 6	.016 1	.017 6	.023 7	.031 2	.000 0
		.218 7	.217 7	.214 6	.202 4	.062 5	.000 0
		.765 6	.766 1	.767 6	.773 7	.906 2	1.000 0
6	4	.026 0	.027 7	.032 6	.052 4	.078 2	.878 9
		.270 7	.267 4	.257 5	.217 9	.005 0	.117 1
		.703 1	.704 8	.709 7	.729 5	.916 7	.003 9
	3	.024 4	.025 9	.030 5	.049 1	.073 2	.765 6
		.263 6	.260 5	.251 3	.214 2	.009 7	.218 7
		.711 9	.713 4	.718 0	.736 6	.916 9	.015 6
	2	.021 2	.022 6	.026 6	.042 8	.063 8	.562 5
		.249 1	.246 4	.238 3	.206 0	.018 2	.374 9
		.729 6	.730 9	.734 9	.751 1	.917 9	.062 5
	1	.015 6	.016 6	.019 5	.031 4	.046 8	.249 9
		.218 7	.216 7	.210 8	.187 1	.031 2	.500 0
		.765 6	.766 6	.769 5	.781 4	.921 8	.250 0
	0	.006 9	.007 3	.008 7	.013 9	.020 8	.000 0
		.152 7	.151 8	.149 2	.138 7	.041 6	.000 0
		.840 2	.840 7	.842 0	.847 3	.937 4	1.000 0
8	4	.014 6	.016 0	.020 1	.036 7	.058 6	.878 9
		.212 8	.210 0	.201 7	.168 6	.003 7	.117 1
		.772 4	.773 8	.778 0	.794 6	.937 5	.003 9
	3	.013 7	.015 0	.018 9	.034 4	.054 9	.765 6
		.206 9	.204 3	.196 5	.165 4	.007 3	.218 7
		.779 3	.780 6	.784 5	.800 0	.937 7	.015 6
	2	.011 9	.013 0	.016 4	.030 0	.047 8	.562 5
		.194 8	.192 5	.185 7	.158 7	.013 6	.374 9
		.793 2	.794 3	.797 7	.811 2	.938 4	.062 5
	1	.008 7	.009 6	.012 1	.022 0	.035 1	.249 9
		.169 9	.168 2	.163 2	.143 3	.023 4	.500 0
		.821 2	.822 1	.824 6	.834 5	.941 4	.250 0
	0	.003 9	.004 2	.005 3	.009 8	.015 6	.000 0
		.117 1	.116 4	.114 2	.105 3	.031 2	.000 0
		.878 9	.879 2	.880 3	.884 8	.953 1	1.000 0

$t = 0{,}5 \ , \ c = 0{,}25$

k	n	$m = \infty$	$m = 4$	$m = 3$	$m = 2$	$m = 1$	$m = 0$
		.234 8	.264 0	.286 7	.326 9	.235 1	.884 5
	4	.499 0	.440 6	.395 3	.314 8	.014 1	.105 9
		.266 1	.295 3	.317 9	.358 1	.750 7	.009 5
		.220 4	.248 1	.269 5	.307 4	.221 1	.780 5
	3	.496 6	.441 1	.398 4	.322 6	.026 4	.188 9
		.282 9	.310 6	.332 0	.369 9	.752 3	.030 5
		.193 2	.218 4	.237 4	.271 0	.195 1	.597 6
2	2	.488 4	.438 0	.400 0	.332 8	.047 2	.304 6
		.318 2	.343 4	.362 4	.396 0	.757 6	.097 6
		.145 0	.166 0	.181 0	.207 1	.149 4	.312 4
	1	.459 9	.417 9	.387 9	.335 6	.076 1	.375 0
		.395 0	.416 0	.431 0	.457 1	.774 4	.312 5
		.070 3	.084 4	.093 0	.107 5	.078 1	.000 0
	0	.359 3	.331 0	.313 8	.284 9	.093 7	.000 0
		.570 3	.584 4	.593 0	.607 5	.828 1	1.000 0
		.058 6	.086 7	.108 5	.147 2	.117 5	.884 5
	4	.367 0	.310 8	.267 3	.189 8	.007 0	.105 9
		.574 3	.602 3	.624 1	.662 8	.875 3	.009 5
		.055 0	.081 5	.102 0	.138 4	.110 5	.780 5
	3	.358 7	.305 7	.264 6	.191 8	.013 2	.188 9
		.586 2	.612 7	.633 2	.669 7	.876 1	.030 5
		.048 0	.071 7	.089 9	.122 1	.097 5	.597 6
4	2	.341 3	.293 9	.257 6	.193 1	.023 6	.304 6
		.610 5	.634 2	.652 4	.684 6	.878 8	.097 6
		.035 7	.054 5	.068 6	.093 4	.074 7	.312 4
	1	.303 5	.265 9	.237 7	.188 1	.038 0	.375 0
		.660 7	.679 5	.693 6	.718 4	.887 2	.312 5
		.016 6	.027 7	.035 4	.048 6	.039 0	.000 0
	0	.216 7	.194 4	.179 1	.152 6	.046 8	.000 0
		.766 6	.777 7	.785 4	.798 6	.914 0	1.000 0
		.026 0	.047 8	.064 7	.094 7	.078 3	.884 5
	4	.270 7	.227 2	.193 4	.133 3	.004 7	.105 9
		.703 1	.724 9	.741 8	.771 8	.916 9	.009 5
		.024 4	.044 9	.060 8	.089 1	.073 7	.780 5
	3	.263 6	.222 5	.190 7	.134 2	.008 8	.188 9
		.711 9	.732 4	.748 3	.776 6	.917 4	.030 5
		.021 3	.039 5	.053 6	.078 6	.065 0	.597 6
6	2	.248 9	.212 4	.184 3	.134 3	.015 7	.304 6
		.729 6	.747 9	.761 9	.786 9	.919 2	.097 6
		.015 7	.030 1	.040 9	.060 1	.049 8	.312 4
	1	.218 4	.189 7	.168 0	.129 6	.025 3	.375 0
		.765 7	.780 1	.790 9	.810 1	.924 8	.312 5
		.007 2	.015 3	.021 2	.031 3	.026 0	.000 0
	0	.152 1	.135 8	.124 2	.103 8	.031 2	.000 0
		.840 5	.848 7	.854 5	.864 7	.942 7	1.000 0
		.014 6	.032 1	.045 7	.069 8	.058 7	.884 5
	4	.212 8	.177 9	.150 7	.102 5	.003 5	.105 9
		.772 4	.789 9	.803 5	.827 6	.937 6	.009 5
		.013 7	.030 2	.042 9	.065 6	.055 2	.780 5
	3	.206 8	.173 9	.148 4	.103 0	.006 6	.188 9
		.779 3	.795 8	.808 6	.831 2	.938 0	.030 5
		.011 9	.026 6	.037 8	.057 9	.048 7	.597 6
8	2	.194 7	.165 5	.142 9	.102 8	.011 8	.304 6
		.793 2	.807 8	.819 1	.839 1	.939 4	.097 6
		.008 8	.020 2	.028 9	.044 3	.037 3	.312 4
	1	.169 7	.146 9	.129 5	.098 8	.019 0	.375 0
		.821 3	.832 7	.841 4	.856 8	.943 6	.312 5
		.004 0	.010 3	.015 0	.023 1	.019 5	.000 0
	0	.116 9	.104 2	.094 9	.078 7	.023 4	.000 0
		.879 0	.885 3	.890 0	.898 1	.957 0	1.000 0

k	n	$m = \infty$	$m = 4$	$m = 3$	$m = 2$	$m = 1$	$m = 0$
		.234 6	.234 6	.234 6	.234 6	.000 0	.878 9
	4	.499 5	.499 5	.499 5	.499 5	.000 0	.117 1
		.265 8	.265 8	.265 8	.265 8	1.000 0	.003 9
		.219 7	.219 7	.219 7	.219 7	.000 0	.765 6
	3	.498 0	.498 0	.498 0	.498 0	.000 0	.218 7
		.282 2	.282 2	.282 2	.282 2	1.000 0	.015 6
		.191 4	.191 4	.191 4	.191 4	.000 0	.562 5
2	2	.492 1	.492 1	.492 1	.492 1	.000 0	.374 9
		.316 4	.316 4	.316 4	.316 4	1.000 0	.062 5
		.140 6	.140 6	.140 6	.140 6	.000 0	.249 9
	1	.468 7	.468 7	.468 7	.468 7	.000 0	.500 0
		.390 6	.390 6	.390 6	.390 6	1.000 0	.250 0
		.062 4	.062 4	.062 4	.062 4	.000 0	.000 0
	0	.374 9	.374 9	.374 9	.374 9	.000 0	.000 0
		.562 5	.562 5	.562 5	.562 5	1.000 0	1.000 0
		.058 6	.059 8	.063 5	.078 2	.000 0	.878 9
	4	.367 0	.364 6	.357 2	.327 9	.000 0	.117 1
		.574 2	.575 5	.579 1	.593 8	1.000 0	.003 9
		.054 9	.056 0	.059 5	.073 2	.000 0	.765 6
	3	.358 8	.356 5	.349 7	.322 2	.000 0	.218 7
		.586 1	.587 3	.590 7	.604 4	1.000 0	.015 6
		.047 8	.048 8	.051 8	.063 8	.000 0	.562 5
4	2	.341 7	.339 8	.333 8	.309 8	.000 0	.374 9
		.610 3	.611 3	.614 3	.626 3	1.000 0	.062 5
		.035 1	.035 8	.038 0	.046 8	.000 0	.249 9
	1	.304 6	.303 2	.298 8	.281 2	.000 0	.500 0
		.660 1	.660 8	.663 0	.671 8	1.000 0	.250 0
		.015 6	.015 9	.016 9	.020 8	.000 0	.000 0
	0	.218 7	.218 0	.216 1	.208 3	.000 0	.000 0
		.765 6	.765 9	.766 9	.770 8	1.000 0	1.000 0
		.026 0	.027 3	.031 2	.046 9	.000 0	.878 9
	4	.270 7	.268 1	.260 3	.229 0	.000 0	.117 1
		.703 1	.704 4	.708 3	.724 0	1.000 0	.003 9
		.024 4	.025 6	.029 2	.043 9	.000 0	.765 6
	3	.263 6	.261 2	.253 9	.224 6	.000 0	.218 7
		.711 9	.713 1	.716 7	.731 4	1.000 0	.015 6
		.021 2	.022 3	.025 5	.038 2	.000 0	.562 5
6	2	.249 1	.247 0	.240 6	.215 1	.000 0	.374 9
		.729 6	.730 6	.733 8	.746 6	1.000 0	.062 5
		.015 6	.016 4	.018 7	.028 1	.000 0	.249 9
	1	.218 7	.217 1	.212 5	.193 7	.000 0	.500 0
		.765 6	.766 4	.768 7	.778 1	1.000 0	.250 0
		.006 9	.007 2	.008 3	.012 4	.000 0	.000 0
	0	.152 7	.152 0	.149 9	.141 6	.000 0	.000 0
		.840 2	.840 6	.841 6	.845 8	1.000 0	1.000 0
		.014 6	.015 8	.019 3	.033 5	.000 0	.878 9
	4	.212 8	.210 5	.203 4	.175 1	.000 0	.117 1
		.772 4	.773 6	.777 1	.791 3	1.000 0	.003 9
		.013 7	.014 8	.018 1	.031 3	.000 0	.765 6
	3	.206 9	.204 7	.198 0	.171 5	.000 0	.218 7
		.779 3	.780 4	.783 7	.797 0	1.000 0	.015 6
		.011 9	.012 9	.015 8	.027 3	.000 0	.562 5
8	2	.194 8	.192 9	.187 1	.164 0	.000 0	.374 9
		.793 2	.794 1	.797 0	.808 5	1.000 0	.062 5
		.008 7	.009 4	.011 6	.020 0	.000 0	.249 9
	1	.169 9	.168 5	.164 2	.147 3	.000 0	.500 0
		.821 2	.821 9	.824 1	.832 5	1.000 0	.250 0
		.003 9	.004 2	.005 1	.008 9	.000 0	.000 0
	0	.117 1	.116 5	.114 6	.107 1	.000 0	.000 0
		.878 9	.879 2	.880 1	.883 9	1.000 0	1.000 0

$t = 1 \quad , \quad c = 0{,}25$

k	n	$m = \infty$	$m = 4$	$m = 3$	$m = 2$	$m = 1$	$m = 0$
2	4	.234 8	.253 6	.268 1	.293 8	.000 0	.884 5
		.499 0	.462 5	.432 5	.381 0	.000 0	.105 9
		.266 1	.284 8	.299 3	.325 0	1.000 0	.009 5
	3	.220 4	.238 2	.251 9	.276 2	.000 0	.780 5
		.496 6	.460 9	.433 5	.385 0	.000 0	.188 9
		.282 9	.300 7	.314 4	.338 7	1.000 0	.030 5
	2	.193 2	.209 6	.221 8	.243 4	.000 0	.597 6
		.488 4	.455 7	.431 3	.388 1	.000 0	.304 6
		.318 2	.334 6	.346 8	.368 4	1.000 0	.097 6
	1	.145 0	.158 9	.168 7	.185 6	.000 0	.312 4
		.459 9	.432 0	.412 5	.378 6	.000 0	.375 0
		.395 0	.408 9	.418 7	.435 6	1.000 0	.312 5
	0	.070 3	.080 2	.086 0	.095 7	.000 0	.000 0
		.359 3	.339 4	.327 8	.308 5	.000 0	.000 0
		.570 3	.580 2	.586 0	.595 7	1.000 0	1.000 0
4	4	.058 6	.083 5	.102 8	.137 1	.000 0	.884 5
		.367 0	.317 2	.278 6	.210 0	.000 0	.105 9
		.574 3	.599 1	.618 4	.652 7	1.000 0	.009 5
	3	.055 0	.078 5	.096 6	.128 9	.000 0	.780 5
		.358 7	.311 7	.275 3	.210 8	.000 0	.188 9
		.586 2	.609 7	.627 9	.660 2	1.000 0	.030 5
	2	.048 0	.069 0	.085 1	.113 7	.000 0	.597 6
		.341 3	.299 3	.267 1	.210 0	.000 0	.304 6
		.610 5	.631 5	.647 6	.676 2	1.000 0	.097 6
	1	.035 7	.052 4	.064 9	.086 9	.000 0	.312 4
		.303 5	.270 0	.245 0	.201 0	.000 0	.375 0
		.660 7	.677 4	.689 9	.711 9	1.000 0	.312 5
	0	.016 6	.026 6	.033 4	.045 2	.000 0	.000 0
		.216 7	.196 7	.183 1	.159 5	.000 0	.000 0
		.766 6	.776 6	.783 4	.795 2	1.000 0	1.000 0
6	4	.026 0	.046 3	.062 1	.090 1	.000 0	.884 5
		.270 7	.230 1	.198 6	.142 6	.000 0	.105 9
		.703 1	.723 4	.739 2	.767 2	1.000 0	.009 5
	3	.024 4	.043 5	.058 4	.084 7	.000 0	.780 5
		.263 6	.225 3	.195 6	.142 9	.000 0	.188 9
		.711 9	.731 0	.745 9	.772 2	1.000 0	.030 5
	2	.021 3	.038 3	.051 4	.074 7	.000 0	.597 6
		.248 9	.214 9	.188 7	.142 1	.000 0	.304 6
		.729 6	.746 6	.759 8	.783 1	1.000 0	.097 6
	1	.015 7	.029 1	.039 2	.057 2	.000 0	.312 4
		.218 4	.191 6	.171 4	.135 5	.000 0	.375 0
		.765 7	.779 1	.789 2	.807 2	1.000 0	.312 5
	0	.007 2	.014 8	.020 3	.029 8	.000 0	.000 0
		.152 1	.136 9	.126 0	.107 0	.000 0	.000 0
		.840 5	.848 2	.853 6	.863 1	1.000 0	1.000 0
8	4	.014 6	.031 2	.044 2	.067 1	.000 0	.884 5
		.212 8	.179 6	.153 7	.107 8	.000 0	.105 9
		.772 4	.789 1	.802 0	.824 9	1.000 0	.009 5
	3	.013 7	.029 4	.041 5	.063 1	.000 0	.780 5
		.206 8	.175 5	.151 2	.108 0	.000 0	.188 9
		.779 3	.795 0	.807 1	.828 7	1.000 0	.030 5
	2	.011 9	.025 9	.036 6	.055 7	.000 0	.597 6
		.194 7	.166 9	.145 4	.107 2	.000 0	.304 6
		.793 2	.807 1	.817 9	.836 9	1.000 0	.097 6
	1	.008 8	.019 7	.027 9	.042 6	.000 0	.312 4
		.169 7	.148 0	.131 5	.102 1	.000 0	.375 0
		.821 3	.832 2	.840 4	.855 1	1.000 0	.312 5
	0	.004 0	.010 0	.014 5	.022 2	.000 0	.000 0
		.116 9	.104 8	.095 9	.080 4	.000 0	.000 0
		.879 0	.885 0	.889 5	.897 2	1.000 0	1.000 0

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (4), 373-407.

QUELQUES DONNÉES SUR LE COMPORTEMENT DU POIS D'ANGOLE EN GUADELOUPE (ANTILLES FRANÇAISES)

M. DERIEUX *
avec la collaboration technique de C. SUARD et C. VINCENT

Station d'Amélioration des Plantes
Centre de Recherches agronomiques des Antilles, I. N. R. A.,
Petit-Bourg (Guadeloupe)

RÉSUMÉ

Divers aspects de la biologie et de la morphologie du Pois d'Angole (*Cajanus cajan* L.) sont abordés en rapport avec la variabilité de l'espèce, dans le but de définir les conditions de culture et le potentiel de cette légumineuse intéressante du point de vue de la nutrition protéique et de l'utilisation de sols pauvres.

Ce travail préliminaire a permis de mettre en évidence quelques caractères à rechercher et de poser certains problèmes qui mériteraient une étude plus approfondie.

Mots clés : *Pois d'Angole, variabilité, techniques culturales, valeur nutritive.*

I. — INTRODUCTION

Le Pois d'Angole : *Cajanus cajan* (L.) MILLSP., (*Cajanus indicus* Spreng., *Cajanus flavus* DC.), seule espèce du genre *Cajanus*, forme avec le genre *Flemingia* la sous-tribu des Cajanées, tribu des Phaséolées, famille des Papilionacées.

Les noms communs rencontrés le plus souvent sont : Pigeon pea en anglais (parfois No-eye ou Congo Pea), Guandul en espagnol, Pois d'Angole ou Ambrevade (Madagascar) en français. Les indiens le nomment tur ou dhal quand il est sec.

C'est un arbuste haut de 3 m, dont les graines sont consommées fraîches ou sèches aux Antilles, elles accompagnent traditionnellement, mélangées au riz, la viande de porc de Noël.

* Adresse : Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes, Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A., 78 - Versailles.

Origine et répartition actuelle.

Selon les auteurs, le Pois d'Angole serait originaire d'Afrique ou des Indes. Il semble bien (GOODING) qu'il se soit répandu à partir de l'Inde où se trouve le plus important centre de diversification, mais on a noté sa présence dans les sépultures des pharaons de la 12e dynastie (2 400 ans avant J.-C).

Actuellement, il est largement répandu dans toutes les régions tropicales et subtropicales. En Inde, il est considéré comme la deuxième légumineuse après le pois chiche, *Cicer arietinum*. Son importance n'est pas négligeable à Madagascar et en Afrique.

Les écrits du Père LABAT le signalent aux Antilles dès 1722. L'immigration hindoue du XIXe siècle a sans doute favorisé la diversification de l'espèce en Guadeloupe.

Le Pois d'Angole a été l'objet d'un intérêt soutenu (KRAUSS) dès 1905 (Indes, Hawaii, Antilles) en raison de ses qualités d'enracinement lui permettant de tirer parti de sols pauvres et secs.

Depuis 1935, cet intérêt a diminué et ce n'est que depuis une dizaine d'années que de nouvelles études ont été entreprises.

Aux Antilles, des programmes de sélection sont suivis à Trinidad, Porto-Rico, Saint-Domingue, etc. Les conditions de conservation sont étudiées particulièrement à Porto-Rico (SANCHEZ-NIEVA) où des conserveries existent depuis 1928.

En Guadeloupe, cet arbuste est présent auprès de chaque case, en bordure des champs de canne et des routes. Pourtant, il y a peu de cultures commerciales. Celles-ci sont groupées dans l'île de Marie-Galante (300 ha) et un peu dans le nord de la Grande-Terre.

Un projet de construction d'une conserverie dans l'île de Marie-Galante avait provoqué de la part des organismes de développement agricole (1967) une demande d'étude des variétés locales, des problèmes de production, et des possibilités d'amélioration du Pois d'Angole. Ce travail a été entrepris en janvier 1968.

II. — CULTURE ET UTILISATION

1. — *Écologie*

Sol (KRAUSS).

Le Pois d'Angole est peu exigeant du point de vue sol, mais sensible au mauvais drainage (asphyxie) et à une trop forte acidité (pH < 5).

Climat (KRAUSS).

La température la plus favorable va de 18 à 30°. Le Pois d'Angole ne supporte pas de températures fraîches ($< 10°$). Il est connu pour sa résistance à la sécheresse et son bon comportement en zone semi-aride.

Maladies.

Nous avons observé des fontes de semis en terrains mal drainés dues à *Sclerotium rolfsii*. En végétation la rouille, *Uromyces phaseoli*, est toujours présente. Quelques

taches foliaires sont dues à *Colletotrichum cajani*. Sur les tiges des plantes en voie de dépérissement apparaissent des taches de *Pestalotia* sp. Des symptômes douteux de virose ont été observés en Grande-Terre.

La maladie la plus importante signalée, surtout en Inde, est due à *Fusarium udum* qui cause un flétrissement de la plante et impose une rotation des cultures ; une autre maladie a une certaine importance : le chancre de la tige et du collet dû à *Physalospora* sp., ou *Diplodia cajani*. Ces trois champignons n'ont pas été observés en Guadeloupe.

Parasites animaux.

Trois types de dégâts ont été relevés :

— pullulations de Jassides, causant, surtout sur les jeunes plantes, une déformation avec chlorose des feuilles pouvant aller jusqu'à leur chute ;

— attaques de chenilles sur feuilles et surtout sur gousses, entraînant la chute d'une partie des jeunes gousses et rendant invendable une autre partie. Les dégâts, surtout importants en Grande-Terre où ils peuvent atteindre 60 à 70 p. 100 de la récolte, sont dus à *Heliothis virescens* et *Heliothis zeae*. D'autres chenilles, *Anticarsia gemmatilis* et *Prodenia* sp., ont été rencontrées en végétation ;

— dégâts d'oiseaux sur gousses sèches : ils seraient sans doute peu importants en grande culture.

2. — *Culture*

Les plantes restent en place pendant 3 à 4 ans, parfois plus, mais la production diminue rapidement (d'après SALETTE et COURBOIS, la récolte est réduite de moitié en 2e année). Les variétés utilisées sont des populations hétérogènes dont les graines proviennent de plantes en fin de production.

Le semis a lieu en juin-juillet et se fait par poquets de 4 ou 5 graines. La culture est rarement pure (HENDERSON) et le peuplement très variable. RIOLLANO et *al.* considèrent que le peuplement agit peu sur le rendement.

La fumure n'existe généralement pas en culture traditionnelle. L'élément fertilisant le plus important paraît être le phosphore (KRAUSS) bien qu'il ne soit pas toujours efficace (LLORENS et OLIVIERI). De façon générale, la fertilisation « marque » peu.

L'entretien de la culture se fait manuellement, ou ne se fait pas. KASASIAN propose un désherbage en préémergence efficace pendant 3 semaines (1 kg/ha de prometryne), puis un désherbage au paraquat sous les plantes.

La production s'échelonne de décembre à avril. On peut chez la plupart des variétés observer deux périodes de floraison plus intense (SALETTE et COURBOIS). A la première correspond la récolte de fin décembre et janvier. Elle représente 60 à 70 p. 100 de la production. La seconde fournit la récolte de mars-avril. Après la floraison, les extrémités des tiges se dessèchent et la plante connaît une période de repos.

Le facteur limitant essentiel de la culture en zone sèche est l'importance des dégâts de chenilles.

3. — *Utilisation*

Le Pois d'Angole est consommé généralement en grains frais (35 p. 100 de matière sèche) mais aussi parfois en grains secs. L'utilisation en fourrage vert est plutôt accidentelle. On l'utilise plus souvent comme engrais vert.

En Guadeloupe, les producteurs consomment directement presque toute leur production.

La commercialisation n'est pas organisée et le prix sur le marché local varie de 4 F le kg de gousses vertes à l'approche de Noël à 1 F en période de production maximum (janvier-février) où la demande est faible.

Le Pois d'Angole est riche en protéines (22,2 p. 100 de la matière sèche) et représente un apport protéique non négligeable. Malheureusement, sa composition en acides aminés est déséquilibrée — déficience en tryptophane, méthionine, cystine (Johnson et Raymond).

4. — *Objectifs*

On peut souhaiter la vulgarisation des techniques culturales, mais certains problèmes restent à préciser : lutte efficace contre les insectes, étalement de la production, stade de récolte, homogénéité, groupement de la floraison (et par conséquent de la récolte).

Ces problèmes sont d'ailleurs à étudier dans l'optique d'une mécanisation de la culture, en particulier de la récolte, et pour l'approvisionnement d'une conserverie (qualité du grain).

III. — BIOLOGIE DE LA PLANTE

1. — *Germination*

Durant l'été 1969, nous avons remarqué une baisse rapide du pouvoir germinatif des semences récoltées en 1968 ou en février-mars 1969, certaines variétés ne germant plus.

En décembre 1969 et janvier 1970, nous avons chiffré le taux de germination en boîte de Petri des 25 variétés mises en essai. Les graines avaient été récoltées en février et mars 1969, conservées 2 mois à 10°, puis 8 mois dans les conditions du laboratoire. On a semé à raison de 2 fois 25 graines par variété le 15 décembre 1969 et le 13 janvier 1970 (tabl. 1).

Un an après la récolte, la germination varie suivant les variétés de 0 à 86 p. 100. Cette faible faculté germinative a posé des problèmes à Marie-Galante avec la variété *GI 54/3* de Trinidad.

Dans l'immédiat, on peut proposer de choisir des variétés dont le taux de germination reste longtemps élevé, telles que *Goyave 2*, *Juliette* ou *Mounien*. Le battage et, surtout, le séchage des semences avant stockage doivent faire l'objet d'une attention particulière. Il serait intéressant de définir les meilleures conditions pour la conservation : (humidité, température...).

La germination est épigée.

TABLEAU I

Pourcentage de germination

	Décembre	Janvier
Juliette	90	76
Mounien	72	64
Sainte-Marguerite	78	76
Helleu 1	80	80
Mahaut 2	82	60
218066	66	56
GI 54/3 2	0	0
La Seiva	14	4
Marie-Galante 1	28	40
Grands-Fonds 4	20	50
GC 12/2	14	4
56.57.2A	46	26
SEFA	44	46
Goyave 2		86
GI 54/3 1		6
249623		4
Bagatelle		32
Retraite 2		26
Pérou 4		32
Marie-Galante 4		42
Morne-Rouge 2		44
Saint-François		86
Bouillante 2		76
Vernou		62
Petit-Bourg 3		2

2. — *Croissance*

Les problèmes de croissance et de développement ont été étudiés grâce aux collections et aux essais, mais surtout par semis tous les 2 mois (du 1[er] août 1968 au 1[er] juin 1969) de 5 variétés au comportement différent : *GI 54/3 1* (Trinidad), *249623* (Indes), *Marieul* 2 (Guadeloupe), *Mounien* (Guadeloupe), *218066* (Pakistan). 15 graines sont semées pour chaque variété et un éclaircissage entre 1 mois et 6 semaines ramène le nombre de plantes à 5 par variété.

Les notations suivantes ont été faites : (P. Guy).

Levée
Nombre de feuilles chaque semaine jusqu'à 6 semaines
Début de la ramification
chaque mois {
Hauteur de la plante
Dimension de la 5[e] feuille ouverte à partir du sommet de la tige
Dimension des entre-nœuds entourant la 5[e] feuille
Nombre de ramifications
}
Début de la floraison
Hauteur à la floraison

Pour avoir une idée des différents stades retenus et de leur durée prenons un exemple. Il s'agit de la variété *GI 54/3* (variété précoce).

Stades	Dates	Age (jours)	Nombre de feuilles	
			Tige principale	Ramifications
Semis	2-8-1968	0		
Levée	8-8-1968	6		
Feuilles cotylédonaires étalées	10-8-1968	8		
1re feuille trifoliolée ouverte	13-8	11	1	
2e feuille trifoliolée ouverte	17-8	15	2	
Début de ramification	7-9	36	11	
		42	17 +	7 = 24
80 cm de hauteur		60	28 +	42 = 70
Fin du 1er cycle de croissance (140 cm de hauteur) [1]	1-11-1968	90		
Début du 2e cycle de croissance	1-4-1969	160		

[1] La floraison arrête la croissance. Celle-ci reprend quand la floraison est terminée.

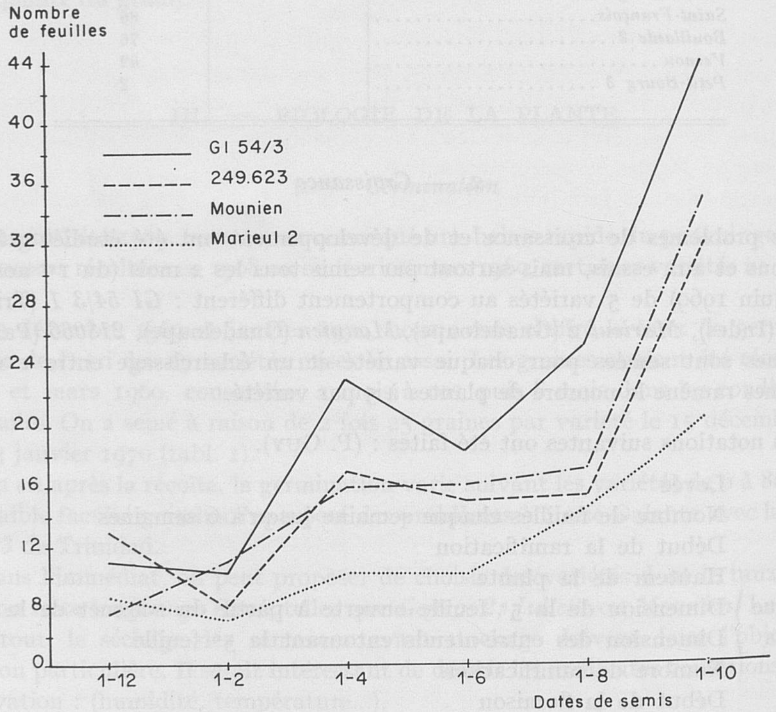


FIG. 1. — *Nombre de feuilles à six semaines*

a) *Croissance juvénile.*

L'étude porte sur le nombre de feuilles à 6 semaines (fig. 1) et la hauteur des plantes à 2 mois (fig. 2).

Le nombre de feuilles à 6 semaines augmente régulièrement de décembre à octobre. La croissance la plus rapide est toujours obtenue avec la variété précoce *GI 54/3*, la plus lente avec la variété tardive *Marieul 2*. La longueur du jour favorise la croissance en avril et en octobre, l'humidité en octobre.

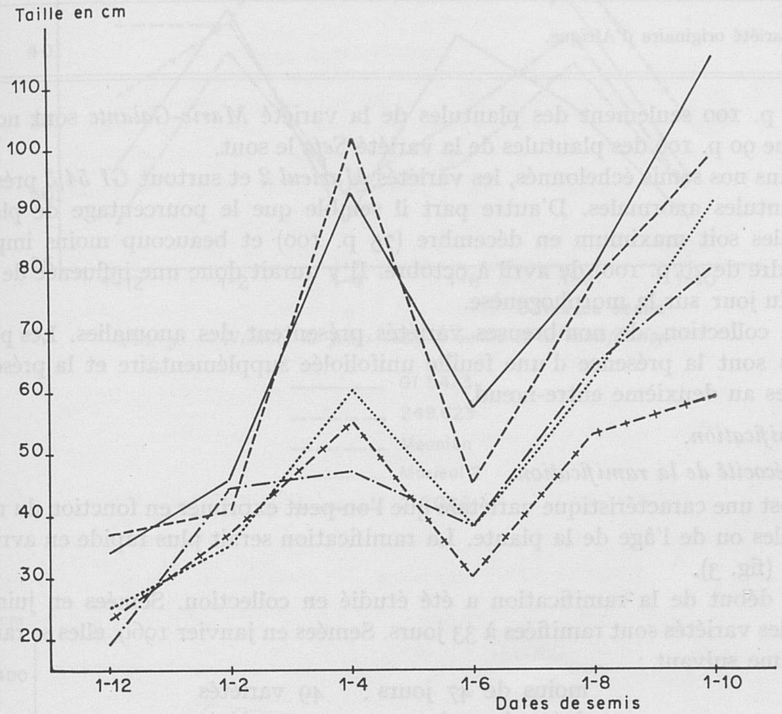
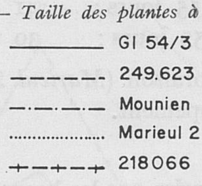


FIG. 2. — *Taille des plantes à deux mois*



La comparaison des figures 1 et 2 suggère un effet de la saison sur la précocité de ramification et sur l'allongement des entre-nœuds.

Anomalies : La plantule normale possède 2 feuilles cotylédonaires unifoliolées au premier nœud puis une feuille trifoliolée à chaque nœud. Un certain nombre d'anomalies ont été rencontrées :

— absence de feuilles cotylédonaires ou feuilles cotylédonaires trifoliolées ;
— présence d'une ou deux feuilles unifoliolées au 2ᵉ nœud ;
— présence au 2ᵉ nœud de folioles latérales réduites ou de feuilles bifoliolées ;
— présence de 2 feuilles trifoliolées au 2ᵉ nœud.

Un essai semé en juillet 1968 a fait l'objet des comptages suivants :

	Plantules normales	Pas de feuille cotylédonaire	3 feuilles unifoliolées	4 feuilles unifoliolées	Folioles latérales réduites
Marie-Galante ..	181	15	107	3	12
*SEFA**	198	4	4	0	0

* Variété originaire d'Afrique.

57 p. 100 seulement des plantules de la variété *Marie-Galante* sont normales alors que 90 p. 100 des plantules de la variété *Sefa* le sont.

Dans nos semis échelonnés, les variétés *Marieul 2* et surtout *GI 54/3* présentent des plantules anormales. D'autre part il semble que le pourcentage de plantules anormales soit maximum en décembre (75 p. 100) et beaucoup moins important (de l'ordre de 20 p. 100) de avril à octobre. Il y aurait donc une influence de la longueur du jour sur la morphogenèse.

En collection, de nombreuses variétés présentent des anomalies. Les plus fréquentes sont la présence d'une feuille unifoliolée supplémentaire et la présence de 2 feuilles au deuxième entre-nœud.

b) *Ramification.*

Précocité de la ramification.

C'est une caractéristique variétale que l'on peut exprimer en fonction du nombre de feuilles ou de l'âge de la plante. La ramification serait plus rapide en avril et en octobre (fig. 3).

Le début de la ramification a été étudié en collection. Semées en juin 1968, toutes les variétés sont ramifiées à 33 jours. Semées en janvier 1969, elles se ramifient au rythme suivant :

moins de 47 jours : 49 variétés
de 47 à 55 jours : 41 variétés
plus de 55 jours : 30 variétés

Les variétés tardives à la floraison (*Marieul 2*) se ramifient tard. Il s'agirait donc d'un phénomène de développement.

Nombre de ramifications.

L'importance très différente prise par les branches rend son estimation difficile. L'abondance des ramifications primaires, secondaires et tertiaires, associée à l'angle formé avec l'axe principal, caractérise le port de la plante.

Niveau des ramifications.

La première ramification apparaît suivant les variétés du 1er au 10e nœud. Le niveau des branches principales sur la plante adulte est également très variable.

c) *Croissance globale.*

La hauteur à la floraison et les courbes de croissance en hauteur en semis échelonnés relèvent davantage des relations croissance-développement et seront étudiées

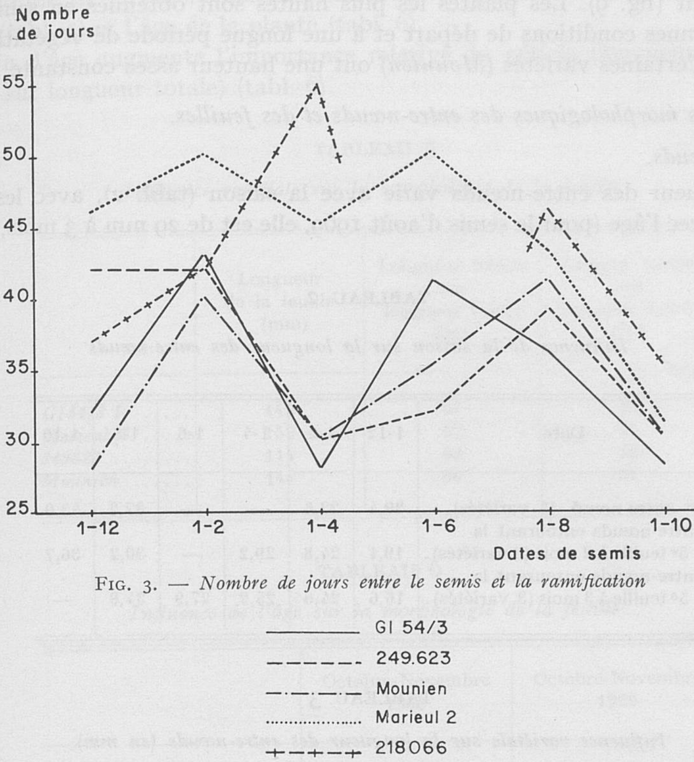


FIG. 3. — *Nombre de jours entre le semis et la ramification*

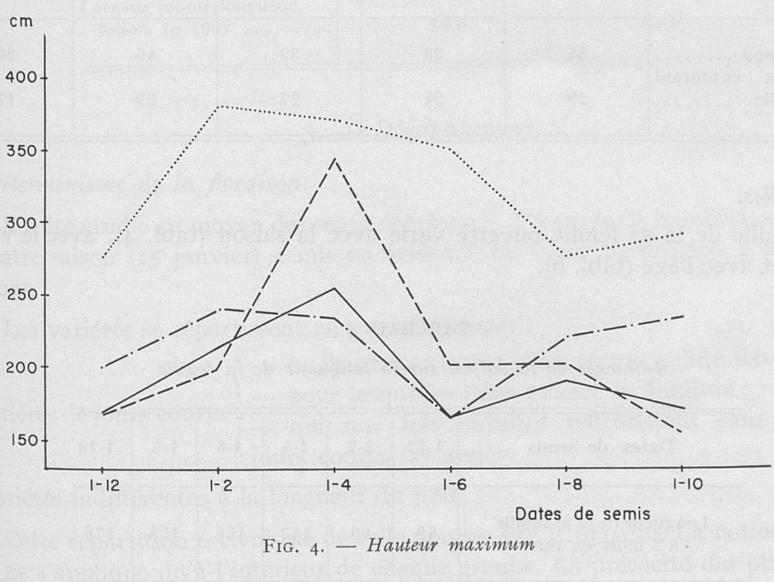


FIG. 4. — *Hauteur maximum*

ultérieurement (fig. 9). Les plantes les plus hautes sont obtenues en semis d'avril grâce aux bonnes conditions de départ et à une longue période de végétation avant la floraison. Certaines variétés (*Mounien*) ont une hauteur assez constante (fig. 4).

d) *Variations morphologiques des entre-nœuds et des feuilles.*

Entre-nœuds.

La longueur des entre-nœuds varie avec la saison (tabl. 2), avec les variétés (tabl. 3) et avec l'âge (pour le semis d'août 1969, elle est de 29 mm à 3 mois, 20 mm à 15 mois).

TABLEAU 2

Influence de la saison sur la longueur des entre-nœuds

Date	1-12	1-2	1-4	1-6	1-8	1-10
1er entre-nœud (5 variétés)	29,4	32,6	—	—	37,2	43,0
Entre-nœuds entourant la 5e feuille à 2 mois (3 variétés)	19,1	24,8	29,2	—	30,2	36,7
Entre-nœuds entourant la 5e feuille à 3 mois (3 variétés)	16,6	24,6	25,2	27,9	34,9	—

TABLEAU 3

Influence variétale sur la longueur des entre-nœuds (en mm)

Variétés	*GI 54/3 1*	*Marieul 2*	*Mounien*	*249623*	*218066*
1er entre-nœud	34	33	39	46	26
Entre-nœuds entourant la 5e feuille	29	24	27	29	17

Feuilles.

La taille de la 5e feuille ouverte varie avec la saison (tabl. 4), avec la variété (tabl. 5) et avec l'âge (tabl. 6).

TABLEAU 4

Influence de la saison sur la longueur de la feuille

Dates de semis	1-12	1-2	1-4	1-6	1-8	1-10
Longueur de la 5e feuille à 2 mois en mm	79	99	143	166	158	178

La forme de la foliole médiane (largeur sur longueur) varie surtout avec les variétés (tabl. 5) et l'âge de la plante (tabl. 6).

Enfin, l'âge augmente l'importance relative du pétiole (longueur de la foliole médiane sur longueur totale) (tabl. 6).

TABLEAU 5

Influence variétale sur la morphologie de la feuille

	Longueur de la feuille (mm)	Longueur foliole sur longueur totale (%)	Largeur foliole sur longueur foliole (%)
GI54/3 1	149	61	41
Marieul 2	159	62	38
249623	114	63	32
Mounien	144	60	31

TABLEAU 6

Influence de l'âge sur la morphologie de la feuille

	Octobre-Novembre 1968	Octobre-Novembre 1969
Longueur totale	182	130
Longueur foliole/longueur totale (p. 100)	37,5	35
Largeur foliole/longueur foliole (p. 100)	59,0	65,5

3. — *Développement*

a) *Déterminisme de la floraison.*

Il a été étudié au moyen des semis échelonnés. Un semis de la collection complète à contre-saison (15 janvier) a mis en évidence les types indifférents à la longueur du jour.

Les variétés se répartissent en quatre groupes :

- variétés de jours courts
 - — ne fleurissent qu'en jours courts à date fixe ;
 - — pour lesquelles l'âge avance la floraison ;
 - — qui une fois induites refleurissent sans action de jours courts (2e année)
- variétés indifférentes à la longueur du jour.

Cette répartition est voisine de celle donnée par RIOLLANO. La notion de précocité ne s'applique qu'à l'intérieur de chaque groupe. La précocité des plantes indif-

férentes à la longueur du jour est l'âge à la floraison. Chez les plantes « de jours courts », la précocité correspond à la durée du jour et à la quantité de jours courts nécessaires pour obtenir la floraison.

La figure 5 montre que les variétés *249623* et surtout *218066* sont indifférentes à la longueur du jour. Les trois autres sont « de jours courts ». *GI 54/3* est précoce, *Marieul 2* tardive. Semée en décembre, *GI 54/3* reçoit assez de jours courts pour fleurir alors que les deux variétés locales *Mounien* et *Marieul 2* ne fleurissent plus.

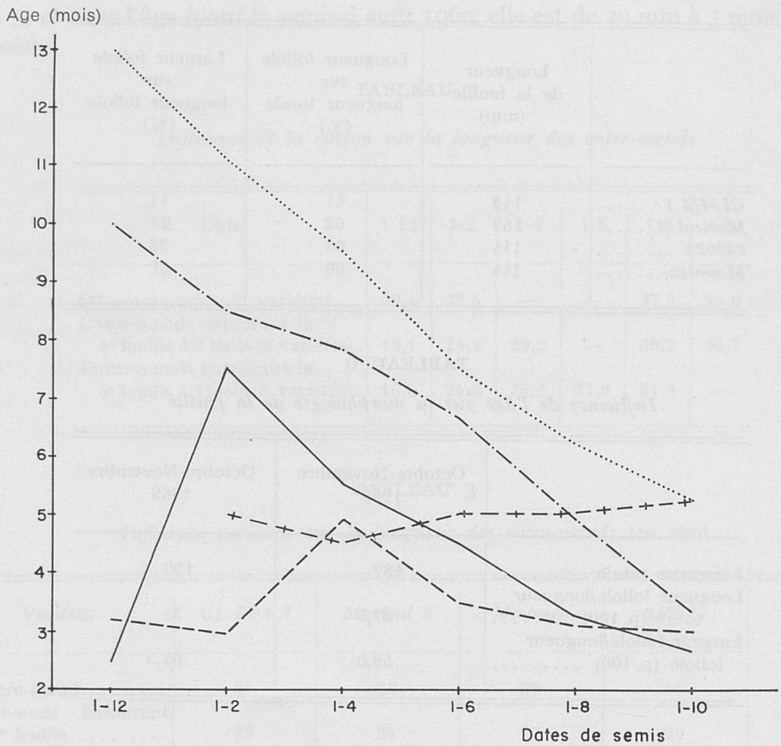
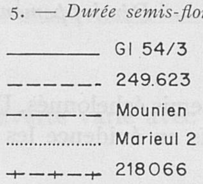


FIG. 5. — *Durée semis-floraison*



b) *Durée et importance de la floraison.*

La floraison dure plusieurs mois (4 à 5) mais son intensité varie. Il est possible de tracer des courbes de floraison (intensité de floraison notée de 1 à 5, en fonction du temps). Une courbe caractéristique est présentée sur la figure 6.

Mais il existe une grande variété dans la physionomie générale de la floraison :

— La plupart des variétés tardives ne présentent qu'une floraison principale (fig. 7).

— Les variétés annuelles indifférentes à la longueur du jour fleurissent en permanence (fig. 8).

— Certaines variétés de jours courts ont une floraison très répartie dans le temps.

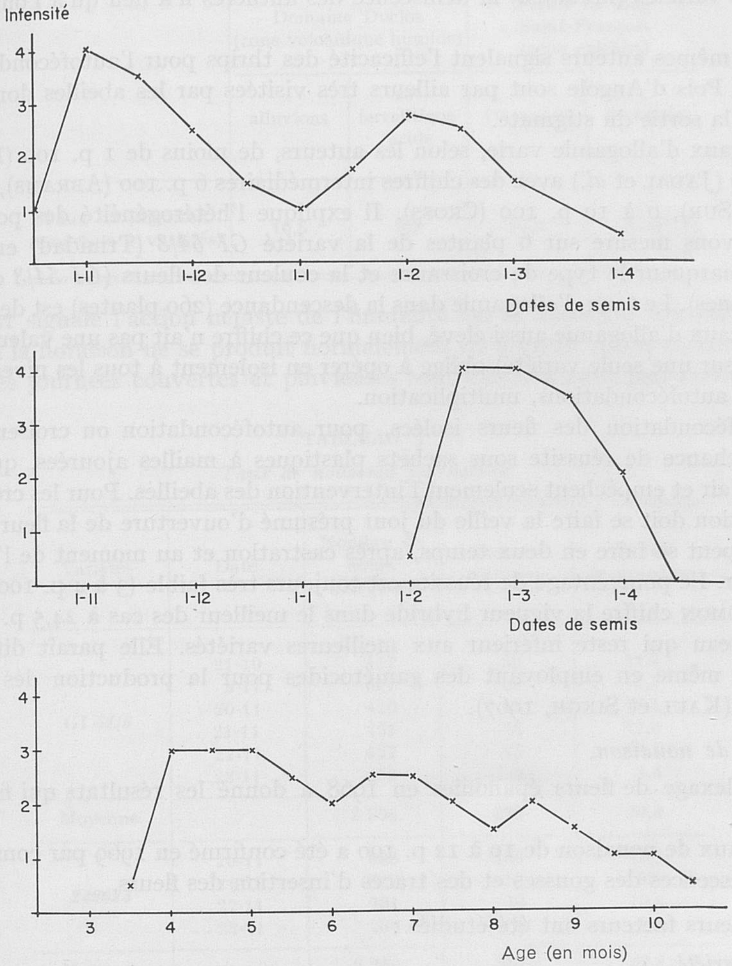


FIG. 6, 7, 8. — *Courbes de floraison*

Cette caractéristique est très importante puisqu'elle conditionne le nombre de récoltes manuelles ou le pourcentage de la récolte potentielle obtenu par une récolte mécanique.

c) *Fécondation.*

Le nombre de chromosomes est $2n = 22$ (PURSEGLOVE). WHYTE signale des plantes à $2n = 44$ et 66. Il n'y a apparemment aucun phénomène d'incompatibilité.

D'après DURGA PRASAD et NARASIMHA la déhiscence des anthères a lieu un

jour avant l'ouverture de la fleur. Les deux phénomènes sont liés à la température : ouverture de la fleur entre 41 et 44°, déhiscence des anthères entre 36 et 40°. Le stigmate est réceptif dès 48 heures avant l'ouverture de la fleur.

Nos observations montrent qu'il existe une variabilité en ce domaine. Chez certaines variétés (*Mounien*) la déhiscence des anthères n'a lieu qu'à l'ouverture de la fleur.

Les mêmes auteurs signalent l'efficacité des thrips pour l'autofécondation. Les fleurs de Pois d'Angole sont par ailleurs très visitées par les abeilles dont le poids entraîne la sortie du stigmate.

Le taux d'allogamie varie, selon les auteurs, de moins de 1 p. 100 (KRAUSS) à 30 p. 100 (JADAL et *al.*) avec des chiffres intermédiaires 6 p. 100 (ABRAMS), 3,2 p. 100 (SEN et SUR), 6 à 10 p. 100 (CROSS). Il explique l'hétérogénéité des populations. Nous l'avons mesuré sur 6 plantes de la variété *GI 54/3* (Trinidad) en utilisant comme marqueur le type de croissance et la couleur des fleurs (*GI 54/3* déterminé, fleurs jaunes). Le taux d'allogamie dans la descendance (260 plantes) est de 25 p. 100.

Un taux d'allogamie aussi élevé, bien que ce chiffre n'ait pas une valeur générale (il porte sur une seule variété) oblige à opérer en isolement à tous les niveaux : croisements, autofécondations, multiplication.

La fécondation des fleurs isolées, pour autofécondation ou croisement, a le plus de chance de réussite sous sachets plastiques à mailles ajourées, qui laissent circuler l'air et empêchent seulement l'intervention des abeilles. Pour les croisements, la castration doit se faire la veille du jour présumé d'ouverture de la fleur. La pollinisation peut se faire en deux temps, après castration et au moment de l'ouverture de la fleur. Le pourcentage de réussite est toujours très faible (3 à 4 p. 100 environ).

SOLOMON chiffre la vigueur hybride dans le meilleur des cas à 24,5 p. 100, mais à un niveau qui reste inférieur aux meilleures variétés. Elle paraît difficilement utilisable même en employant des gamétocides pour la production des semences hybrides (KAUL et SINGH, 1967).

d) *Taux de nouaison.*

L'indexage de fleurs épanouies en 1968 a donné les résultats qui figurent au tableau 7.

Ce taux de nouaison de 10 à 12 p. 100 a été confirmé en 1969 par comptage sur les inflorescences des gousses et des traces d'insertion des fleurs.

Plusieurs facteurs ont été étudiés :

La variété.

Peut-être existe-t-il des différences variétales mais nos méthodes de mesure ne permettent pas d'en préciser la portée.

Sur 12 variétés étudiées, le taux de nouaison varie de 2 (*Grosse-Montagne*) à 16 p. 100 (*249623*) en conditions peu favorables (la moyenne est de 7,6 p. 100). Pour 4 variétés cultivées dans 4 localités différentes, les moyennes sont les suivantes (sur 500 fleurs dénombrées) :

Goyave 2	14,4 p. 100
Morne rouge 2	10,5 —
GI 54/3 2	10,4 —
Kaki	9,8 —

Le milieu.

Le milieu paraît jouer un rôle important. Les moyennes sur 4 variétés dans 4 localités donnent les résultats suivants :

	Domaine Duclos (zone volcanique humide)		Ferme de May Saint-François (zone calcaire)	
	alluvions	sol ferralitique acide	1re année	2e année
Taux de nouaison (moyenne 4 variétés)	10,6	6,9	14,2	13,5

Horst signale l'action néfaste de l'humidité sur la nouaison. On sait, par ailleurs, que la floraison ne se produit normalement qu'à partir d'une certaine température. Les journées couvertes et pluvieuses sont effectivement peu favorables.

TABLEAU 7

Taux de nouaison journaliers

Variétés	Date	Nombre de fleurs marquées	Gousses récoltées	P. 100 de nouaison
GI *54/3*	21-10	451	56	12,4
	5-11	617	29	4,7
	20-11	420	55	13,1
	21-11	431	76	17,6
	22-11	427	45	10,5
	23-11	250	9	3,6
Moyenne		2 596	270	*10,4*
249623	20-11	680	130	19,1
	21-11	619	57	9,4
	22-11	701	73	10,4
	23-11	200	8	4,0
Moyenne		2 200	268	*12,2*

La relation rendement-taux de nouaison reste à établir. La coulure peut être due à la vigueur générale de la plante (taux de nouaison particulièrement faible en conditions défavorables), ou, à une mauvaise fécondation. Il faudrait savoir si les fleurs qui coulent ont été fécondées ou non. Les thrips sont présents et le stigmate, placé au milieu des anthères vers leur tiers supérieur, semble très accessible au pollen.

e) *Évolution du grain.*

Le stade optimum pour la récolte du « grain frais » est peu précis. Les principaux critères de qualité sont l'état sanitaire et la teneur en matière sèche du grain,

mais on peut penser qu'à ce stade, le grain et la gousse (produit commercialisé) n'ont pas atteint leur poids maximum.

L'étude détaillée, publiée par ailleurs (DERIEUX, 1969 *a*) a mis en évidence 3 phases dans l'évolution du grain :

— croissance du poids frais et du poids sec (jusqu'à 28 jours) ;
— croissance du poids sec et décroissance du poids frais (28 à 38 jours) ;
— décroissance du poids frais et du poids sec après 38 jours.

Le poids de gousses fraîches suit la même évolution que le poids du grain frais. Celui-ci passe par un maximum alors que le pourcentage de matière sèche du grain est de 28,8 pour la variété *GI 54/3* et 36,5 pour la variété *249623*.

La récolte peut donc être faite quand le rendement est maximum (environ 28 jours après la floraison).

f) *Nombre de grains dans la gousse.*

Dans l'essai concernant l'évolution du grain nous avons noté 5 p. 100 et 2,8 p. 100 d'avortement chez les variétés *GI 54/3* et *249623*. Il était remarquable que le nombre de grains par gousse pour la variété *249623* était de 4, rarement 3 ou 5, alors que pour la variété *GI 54/3*, il variait de 3 à 7 avec des fréquences voisines dans chaque classe.

Nous avons étudié la répartition du nombre de grains par gousse par comptage de 100 gousses dans 3 répétitions de nos essais variétaux (26 variétés).

Effet variétal.

Le nombre moyen de grains par gousses varie de 4,1 (*249653*) à 6,6 (*Sainte-Marguerite 3*). Les autres variétés sont comprises entre 4,2 et 5,4. Les coefficients de variation correspondant à ces moyennes varient de 9,1 p. 100 (*Sainte-Marguerite*) à 21,1 p. 100 (*GI 54/3*). La majorité des coefficients de variation est comprise entre 12 et 15 p. 100.

Effet stations.

Dans les 2 essais variétaux nous obtenons pour les variétés présentes à la fois en Grande-Terre (zone calcaire sèche) et en Basse-Terre (zone humide), les moyennes suivantes (tabl. 8).

TABLEAU 8

Variation du nombre de grains entre stations

	Grande-Terre	Basse-Terre
Essai petit développement (7 variétés)	4,6	4,7
Essai grand développement (5 variétés)	4,9	4,6

Effet de l'état d'avancement de la floraison (tabl. 9).

Il ne semble pas y avoir d'effet systématique tout au long de la floraison. Toutefois, la variété *249623* annuelle et peu sensible à la longueur du jour a un nombre de

grains par gousse décroissant alors que la variété *GI 54/3*, semée tard (les plantes fleurissent avant d'être « adultes »), a un nombre de grains croissant.

Le nombre de grains dans la gousse est donc un caractère variétal très constant. Il serait bon de préciser si la variation correspond entièrement à une variation du nombre d'ovules par gousses, ou si une part est due à une mauvaise fécondation, en relation avec un taux d'allogamie plus ou moins important.

TABLEAU 9

Évolution du nombre de grains au cours de la récolte

	GI 54/3 2 semis précoce	*GI 54/3 2* semis tardif	*249623*	Moyenne
1[re] récolte	4,7	4,4	4,1	4,4
2[e] récolte........	4,4	4,65	3,9	4,3
3[e] récolte........	4,6	5,0	3,5	4,4
4[e] récolte........	4,75			

4. — *Relations croissance-développement*

a) *Arrêt de croissance.*

La floraison arrête la croissance brutalement et dès l'induction chez les variétés à croissance déterminée, progressivement chez les variétés à croissance indéterminée. Chez les variétés de jours courts la floraison se produit à date fixe. Plus le semis est tardif, plus les plantes sont courtes (fig. 9). Ceci est sensible de avril à décembre.

GI 54/3, semée en décembre, fleurit rapidement. La taille de la plante est alors de l'ordre de 30 cm. Pour les variétés de jours courts très tardives, le blocage de la croissance des plantes jeunes se fait sentir longtemps, même si la floraison n'intervient pas (fig. 10) (semis de février). La croissance la plus rapide a lieu pour le semis d'avril.

b) *Pérennité.*

La pérennité peut se définir comme la possibilité pour la plante de reprendre un état purement végétatif. En effet, chez les types annuels la floraison est permanente et la plante s'épuise rapidement.

Chez les types pérennes quand la floraison s'arrête, les extrémités de tiges qui ont fleuri se dessèchent et de nouveaux rameaux se forment au-dessous de la partie desséchée. Ceci apparaît sur les courbes de croissance de *GI 54/3* en août et octobre. (fig 10)

La plante peut vivre jusqu'à 8-10 ans, mais la vigueur diminue dès les premières années.

5. — *Multiplication végétative* (bouturage)

Le taux d'allogamie élevé nous a conduit à rechercher un moyen simple de maintenir notre collection et d'obtenir un matériel génétiquement homogène.

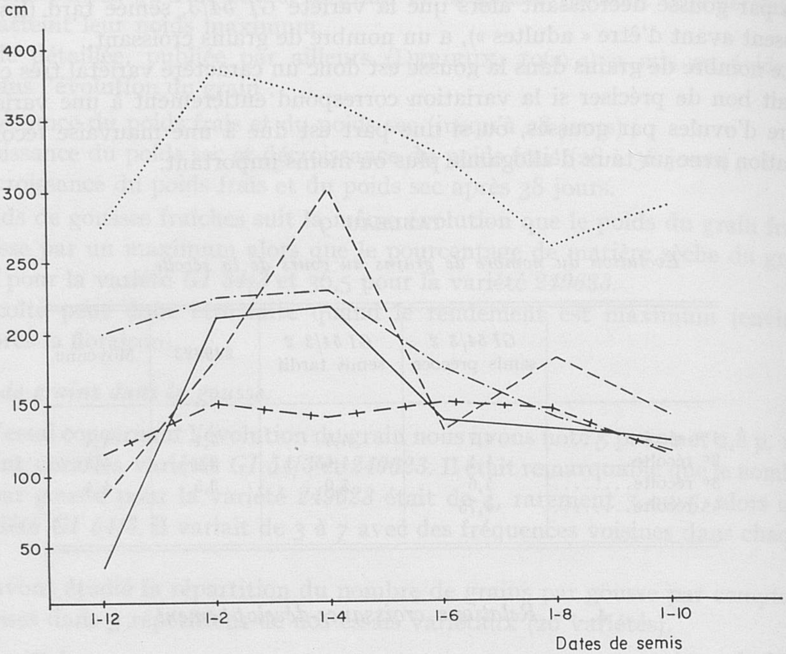
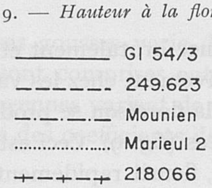


FIG. 9. — *Hauteur à la floraison*



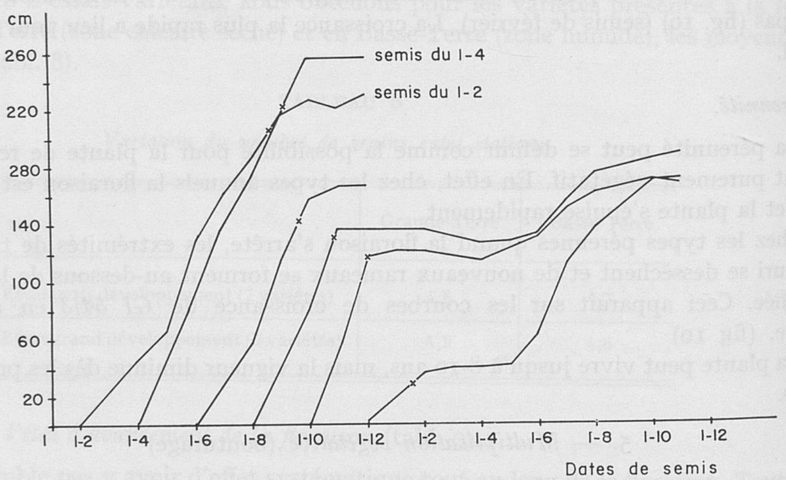


FIG. 10. — *Courbes de croissance (GI 54/3)*

x = début floraison

Les essais réalisés montrent globalement l'intérêt de bouturer, pendant la floraison, des tiges assez grosses. Mais les réactions varient avec les variétés. Dans les meilleures conditions, les pourcentages de reprise varient de 0 à 80 p. 100. Environ 25 p. 100 des variétés ne présentent aucune reprise.

6. — *Aptitude à la repousse*

Dans nos essais le rendement moyen de la première coupe varie de 1,5 à 3,5 tonnes de matière sèche/ha en 2 à 3 mois (DERIEUX, 1971).

Ces essais fauchés trop bas (15 cm) ont eu une mauvaise repousse (3 coupes produisent 6 tonnes de matière sèche en 7 mois). Il faudrait faucher à 60 ou 80 cm (HERRERA), mais, le Pois d'Angole doit être considéré comme une plante de pâture dont l'intérêt est de constituer une réserve de matière verte pour la saison sèche. La meilleure utilisation reste sans doute la culture sous forme de haies, en association avec les graminées (KRAUSS) ou comme brise-vent.

Le pourcentage d'azote des feuilles est d'environ 4,3.

IV. — VARIABILITÉ

1. — *Méthode d'étude*

Depuis janvier 1968, une collection aussi large que possible a été rassemblée de deux façons :

— Prospection par prélèvements « au hasard », plante par plante, avec tendance à préférer les types morphologiques nouveaux :

Guadeloupe	mars 1968 :	138 origines :	Côte-sous-le-Vent	25 origines
			Basse-terre	52 —
			Grande-terre	52 —
			Marie-Galante	6 —
			Désirade	3 —
Martinique	nov. 1968 :	28 origines		
Guyane	déc. 1968 :	14 origines		

— Demande de matériel à l'étranger [1] : fin 1969 ; nous disposons de :

Trinidad : 5 variétés : *GI 54/3* 1 et 2, *56.57.2A*, *GC 12/2*, *La Seiva*
Porto-Rico : 1 variété : *Kaki*
Saint-Domingue : 4 variétés
Madagascar : 2 variétés
Indes (via Beltsville) : 4 variétés
Pakistan (via Beltsville) : 1 variété
Ouganda : 3 variétés
Sénégal : 30 variétés
Réunion : 6 variétés

(1) Nous remercions toutes les personnes qui nous ont envoyé du matériel. Quelques origines n'ont pas encore été observées.

La collection a été semée :

1° En juin 1968 au domaine Duclos (zone volcanique humide, sol ferralitique acide).

2° En juin 1968 à la ferme de May à Saint-François (zone calcaire sèche).

3° En janvier 1969 dans le même type de terrain que 1.

Chaque origine est représentée par une ligne de 5 plantes à 1 m sur 1 m ou 1,50 m entre lignes.

Les impuretés à l'intérieur des lignes sont assez nombreuses mais il demeure une certaine homogénéité dans la ligne. Très rares sont les origines où ne s'est pas dégagé un « type ». Deux éclaircissages successifs ramenant le nombre de plantes de 20 à 5, contribuent à éliminer les impuretés.

Un certain nombre de caractères morphologiques ou physiologiques permettent de différencier les variétés.

2. — *Morphologie générale de la plante*

a) *La hauteur.*

Nous l'avons mesurée en début de floraison. Les origines les plus naines (*Montjoly, Sainte-Luce*) ne dépassent pas 1 m, les plus hautes atteignent 4 m (*Belle allée, Bananier 3*). La majorité des types antillais se situe entre 3 m et 3,50 m. Les types indiens à 1,50 m.

De façon très générale les plantes sont plus hautes en zone volcanique humide (éclairement insuffisant, humidité élevée).

b) *Morphologie de l'inflorescence.*

L'inflorescence est constituée de racèmes terminaux et latéraux. Pour certaines variétés la croissance est définie (fig. 11) ; toutes les fleurs groupées à l'extrémité de la tige, forment une pseudo-ombelle. Chez d'autres variétés les racèmes latéraux sont séparés par des entre-nœuds de plusieurs centimètres et ainsi répartis sur une grande longueur de tige (par exemple 1 m) (fig. 12).

La croissance déterminée est un facteur de nanisme, souvent associé à une grande tardiveté et à une faible productivité. Ce caractère très intéressant a été introduit dans certaines variétés améliorées de Trinidad. Dans nos prospections sa fréquence est de l'ordre de 5 à 10 p. 100. Son déterminisme génétique semble dû à 1 gène récessif (Sen et *al.*).

Les plantes de type intermédiaire, non déterminées, mais dont les inflorescences possèdent des entre-nœuds courts, sont nombreuses et plus facilement utilisables. Les inflorescences sont alors groupées sur 15 à 20 cm en bout de tige.

Les plantes de type intermédiaire, non déterminées mais dont les inflorescences possèdent des entre-nœuds courts, sont nombreuses et plus facilement utilisables. Les inflorescences sont alors groupées sur 15 à 20 cm en bout de tige.

c) *Le port.*

Il est très variable, de dressé à étalé (fig. 13).

Il pourrait se caractériser par l'angle d'insertion des ramifications sur l'axe central. Les ramifications des plantes à croissance déterminée ont la même importance que la tige principale. La partie supérieure de la plante est donc plate.

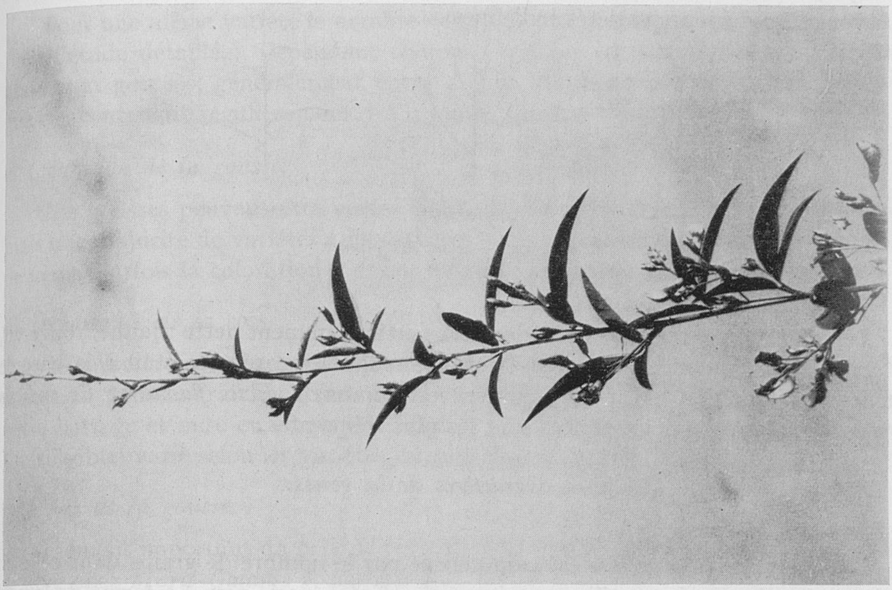


FIG. 12. — *Type de croissance indéterminée*



FIG. 11. — *Type de croissance déterminée*

Le port dressé correspond souvent à des variétés hautes, alors que le port étalé correspond à des variétés naines, dont l'induction florale est souvent indépendante de la longueur du jour (variétés indiennes).

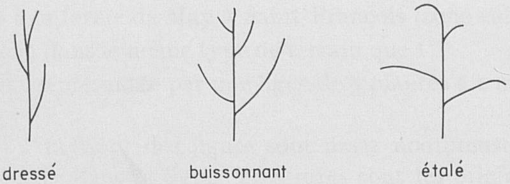


FIG. 13. — *Port des plantes*

d) *Coloration de la fleur.*

La coloration externe de l'étendard est particulièrement nette : jaune, rouge vif, ou jaune strié plus ou moins intensément de rouge. Ce caractère était à la base de l'ancienne distinction entre les sous-espèces *Cajanus indicus flavus* et *C. indicus bicolor*. Les plantes à fleurs striées sont les plus fréquentes.

3. — *Caractères de la gousse*

a) *Forme de la gousse.*

La longueur de la gousse est caractérisée par le nombre de grains dans celle-ci. Sa forme longitudinale, rectiligne ou incurvée (*Kaki*), varie peu. La forme de la section est le caractère variétal le plus intéressant (de ronde à très aplatie) (fig. 14).

Le rapport longueur sur largeur varie de 1,5 à 15.

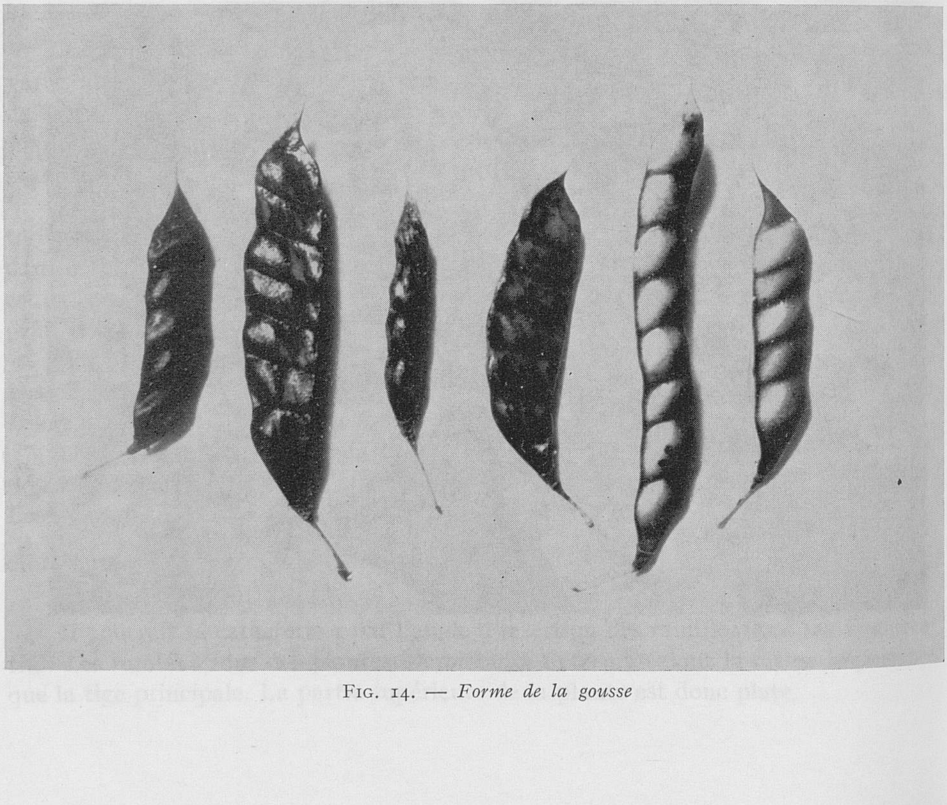


FIG. 14. — *Forme de la gousse*

b) *Nombre de grains par gousse.*

Pour une même variété le nombre de grains par gousse est souvent très variable (voir l'étude détaillée). Cependant chaque variété a un nombre caractéristique de grains par gousse : généralement entre 4 et 6, rarement 3. Une variété donne des gousses contenant régulièrement 7 à 9 grains (*Sainte-Marguerite 3*).

c) *Coloration de la gousse.*

Les gousses peuvent être vertes (jaunes à maturité complète) ou rouge violacé, mais une majorité de variétés a des gousses striées (vert strié de rouge ou rouge strié de vert). Parfois la coloration n'existe qu'entre les grains (fig. 14).

d) *Importance de la cosse.*

Ce caractère est très important dans la mesure où le Pois d'Angole est toujours acheté en gousses fraîches (consommation locale ou nécessité d'un délai très court entre battage et mise en conserve). Dans la gousse fraîche, l'importance de la cosse (inutilisable) varie selon les variétés de 40 p. 100 à plus de 60 p. 100.

e) *Poids de la gousse.*

Élément important du prix de revient de la récolte, il varie de 1,0 g chez *249623* à 3,0 g chez *Marie-Galante 4, Retraite 2...*

4. — *Caractères du grain*

a) *Couleur du grain.*

Neuf couleurs ont été retenues pour le grain sec : noir, violet, brun, brun-rouge, marron, marron clair, gris, gris-crème et crème. Elles peuvent être groupées en noir, brun, marron, gris-crème. La coloration n'est pas toujours uniforme : 4 classes se dégagent : uni, moucheture violette, moucheture brune, répartition par plages. 24 colorations différentes ont été distinguées.

b) *Poids du grain.*

La seule estimation non criticable est le poids de matière sèche du grain mûr. Pratiquement le poids du grain frais (35 p. 100 de matière sèche, 30 jours après floraison) est la donnée la plus intéressante. Mais l'état de maturité modifie certainement le poids sec du grain.

Le poids de 100 grains frais varie de 14 g à 35 g
Le poids de 100 grains secs varie de 10 g à 20 g

c) *Teneur en azote du grain frais* (en pourcentage de la matière sèche).

Pour 25 variétés la moyenne est de 3,38 p. 100, les limites étant 2,9 (variétés indiennes, Saint-Félix) et 3,9 (Bagatelle).

D'autres caractères morphologiques donnent lieu à une certaine variation :

— Forme et taille de la feuille : difficiles à définir, ces caractères n'ont qu'une valeur relative.

— Coloration des nervures. Ce caractère est net mais fluctuant avec l'âge.

— La coloration des plantules donne lieu à une grande variation, mais l'évolution avec l'âge est très rapide et il est par conséquent difficile d'utiliser ce caractère pour distinguer les variétés. Cependant certaines tiges restent toujours colorées.

5. — *Variabilité physiologique*

Elle concerne la ramification, le déterminisme de la floraison et la sensibilité aux parasites. Les deux premiers points ont été étudiés dans la biologie de la plante.

a) *Ramification.*

Elle varie par trois aspects :

— précocité de ramification,

— nombre de ramifications,

— niveau de ramification.

b) *Déterminisme de la floraison.*

Le tableau 10 donne la répartition des variétés entre les 4 groupes définis précédemment.

La croissance déterminée et l'induction florale indépendante de la longueur du jour n'ont jamais été rencontrées associées.

TABLEAU 10

Réaction des variétés à la longueur du jour

Types variétaux		Guadeloupe	Étranger
Var. de j. courts	Influence faible de l'âge.	49	*La Seiva Kaki, GI 54/3 2*
	Infl. marquée de l'âge .	6	*GI 54/3 1*
Variétés indifférentes..........		4	*56. 57 . 2A . GC 12/2* var. indiennes
Variétés induites une fois pour toutes par les jours courts.....		18	

c) *Sensibilité aux maladies et parasites.*

— Sensibilité à la rouille (*Uromyces phaseoli*).

Il n'y a pas dans notre matériel de variétés résistantes. Quelques variétés sont peu sensibles (variétés indiennes, *Marieul 3, Pères blancs*). La majorité des variétés sont sensibles ou très sensibles.

Cette maladie est surtout grave en zone humide et semble en relation avec la vigueur.

— Sensibilité aux insectes (essentiellement *Heliothis Zeae* et *H. virescens*).

Il n'existe pas de résistance réelle mais de grandes différences de sensibilité. Sur 10 gousses le nombre de trous de chenilles varie de 1 à plus de 10 (relation possible avec la coloration). Les variétés de précocité marginale sont évidemment plus attaquées. Toutefois il est possible qu'en l'absence de choix possible toutes les variétés soient attaquées de la même façon.

Conclusion.

Caractérisation des variétés :

Au niveau de la plante { type de croissance / port / hauteur

Couleur de la fleur

Sur la gousse { couleur / forme / nombre de grains

Sur le grain { couleur / taille

V. — APPLICATIONS

Les applications de cette étude peuvent se répartir en deux catégories :

— des améliorations peuvent être apportées à la culture traditionnelle. Elles résultent de données générales, d'essais portant directement sur les techniques et l'expérience de la culture ;

— l'amélioration variétale exploitera la variabilité physiologique ou morphologique, les conditions optimales de culture étant acquises.

1. — *Améliorations culturales*

a) *Durée de la culture.*

La culture annuelle présente de nombreux avantages :

— plus grande souplesse,
— rendement maximum,
— limitation des maladies et du parasitisme,
— limitation du développement végétatif.

Pourtant la culture pluriannuelle (surtout bisannuelle) peut entraîner pour certaines variétés un gain de précocité (quelques jours) permettant de produire avant Noël.

Le type de culture à retenir est une monoculture annuelle. Il est cependant possible de faire une culture à cycle court pendant les 2 ou 3 premiers mois d'implantation (*Vigna sinensis*, patate douce précoce).

b) *Fumure.*

Nous n'avons pas de résultats originaux concernant la fertilisation minérale. Par contre, la présence de matière organique a une action importante sur la nodulation en sol ferralitique acide. Lors de l'éclaircissage les racines présentent des amas de nodules au contact des résidus organiques. L'action du fumier a été vérifiée dans un essai variétal (9 variétés de petit développement) à 4 répétitions dont 2 ont reçu

un léger apport de fumier : 12 t/ha (tabl. 11). L'ensemble de l'essai a reçu une fertilisation minérale de 30 N, 100 P, 120 K. Semis du 18-6-1969 (parcelles élémentaires de 14 plantes = 9,1 m²).

TABLEAU 11

Effet d'un apport de fumier sur la production de gousses fraîches (q/ha)

Variétés	Fumier	Sans fumier
GI 54/3 2	28,9	23,1
249623	39,0	27,2
Bagatelle	56,1	27,9
Mounien	51,9	27,6
La Seiva	10,6	9,3
GC 12/2	59,7	27,9
56-57-2A	64,0	18,8
Grosse-Montagne	24,5	13,6
Retraite 2	27,6	12,6
Moyenne	39,3	20,9

c) *Semis.*

Les semis échelonnés ont mis en évidence l'avantage végétatif pris par le semis d'avril (fig. 10).

Des essais, mis en place pour préciser la date limite de semis et les densités à adopter pour compenser le faible développement des plantes en semis tardifs, n'ont pas bénéficié de conditions agronomiques satisfaisantes (DERIEUX, 1969 *b*).

La date limite de semis se situe sans doute début juillet. Après cette date, les densités utilisées (8 à 32,000 pl/ha) étaient insuffisantes compte tenu du très faible développement des derniers semis (tabl. 12) et le taux de nouaison de plus en plus faible. D'autre part la récolte est retardée : le semis du 1er septembre produit en février-mars (tabl. 13).

TABLEAU 12

Hauteur des plantes à la floraison (cm)

Dates de semis		15-5	1-6	5-6	15-7	15-8	1-9	15-9
Essai I	*218066*		150		140		145	
	GI 54/3		170		130		80	
Essai II	*GI 54/3*	180		150	130	114		110

Les fortes densités donnent souvent les meilleurs rendements (MUKHERJEE).

Les semis précoces (avril-mai) nécessiteraient irrigation et traitement contre les jassides. Le compromis à adopter semble être de semer durant la 1re quinzaine de

juin. Le peuplement à obtenir est alors de 10 000 à 15 000 pl/ha (suivant le développement végétatif de la variété utilisée), soit 4 à 6 kg de semences/ha.

Le repiquage de plantes de 2 à 3 mois, éventuellement issues de bouturage en pépinière, éviterait les conséquences d'une mauvaise installation par semis (sécheresse, entretien difficile) sans nuire au développement de la plante. L'utilisation de cette méthode réclame la recherche de techniques et de méthodes adaptées.

TABLEAU 13

Durée semis-floraison (en jours)

Dates de semis		15-5	1-6	15-6	15-7	15-8	1-9	15-9
Essai I	*218066*		96		94		94	
	GI 54/3		164		141		118	
Essai II	*GI 54/3*	160		162	134	122		111

d) *Désherbage.*

Deux ou trois applications de paraquat (60 g matière active/ha) assurent l'entretien dès que la plante atteint 30 à 40 cm. Un désherbage manuel est nécessaire au début de la végétation.

e) *Protection phytosanitaire.*

Un traitement (parathion, 30 cc matière active par hl) est parfois nécessaire en début de végétation contre les jassides ou les pucerons.

Dès la floraison, il faut protéger les jeunes gousses contre les chenilles (*Heliothis* sp.) par des traitements à base de DDT exclusivement (125 g matière active par hl) (GALICHET). Un traitement tous les 10 à 15 jours doit assurer un contrôle satisfaisant. En zone volcanique humide où les dégâts sont moins importants 1 ou 2 traitements suffisent généralement.

f) *Production de semences.*

Compte tenu du taux d'allogamie élevé la production de semences doit être faite en isolement.

2. — *Améliorations variétales*

a) *Adaptation.*

Dans notre collection, certaines origines sont adaptées à des conditions particulières de milieu : en sols ferralitiques acides asphyxiants, *Bagatelle* a confirmé en essai son aptitude à supporter ce type de sol. Les meilleures variétés ne sont pas les mêmes en zone calcaire sèche et en zone volcanique humide (voir résultats d'essais *La Seiva, Grosse-Montagne* (tabl. 14)).

TABLEAU 14

Résultats des essais : Rendements en q/ha de gousses vertes

	Essai I		Essai II		Essai III		Essai IV	
Variétés	*Juliette* **	73,0	*Bagatelle* *	42,0	*Grosse-Montagne*	71,0	*La Seiva* **	85,9
	Goyave 2	58,4	*56 . 57 . 2A*	41,3	*Grands-fonds 4*	66,9	*Mounien* **	79,2
	Kaki	55,6	*Mounien*	39,3	*Goyave 2*	63,4	*Retraite 2* *	71,1
	Vernou	51,7	*GC 12/2*	39,3	*Marie-Galante 4*	57,9	*Bagatelle* *	69,7
	GI 54/3 2	44,7	*249623*	33,1	*Kaki*	53,6	*Castel 1* *	60,7
	Morne Rouge 2	34,3	*GI 54/3*	26,0	*GI 54/3*	53,5	*Plessis Nogent*	55,0
	Sainte-Marguerite 3	36,6	*Retraite 2*	20,1	*Morne Rouge 2*	51,8	*Pérou 4*	54,7
	Petit-Bourg 3	27,0	*Grosse-Montagne*	19,0	*Marie-Galante 1*	49,8	*GI 54/3*	44,7
	Helleu 1	20,0	*La Seiva*	9,9	*Saint-François 3*	44,2	*249623*	32,1
					Bouillante 2	36,4		
Plus petite différence significative		18,1		13,4		NS		14,8
Moyenne		43,6		29,9		54,8		61,6
Caractéristiques des essais								
Type variétal	Grand		Petit		Grand		Petit	
Densité (Écartement)	1 × 1 m		1,00 × 0,65 m		1 × 1 m		1,00 × 0,65	
Région	volcanique humide		volcanique humide		calcaire sèche		calcaire sèche	
Type de sol	alluvions		ferralitique acide		vertisols sur calcaire		vertisols sur calcaire	
Dates de semis	10 juin		18 juin		12 juin		12 juin	

* Variété supérieure à la variété trinidadienne sélectionnée GI 54/3.
** Variété supérieure à la moyenne.

b) *Étalement de la récolte.*

On peut envisager 3 méthodes :

— *Étalement de la production par variétés de précocité décalée,* par exemple :

		Période de production	Variétés
Variétés	très précoces	décembre	*GI 54/3 1, Castel*
	précoces	début janvier	*GI 54/3 2, Goyave 2, Juliette*
	moyennes	janvier	*Marie-Galante 4, Kaki*
	demi-tardives ...	février	*Mounien, Grosse-Montagne, Grands-Fonds 4, La Seiva*
	tardives	mars	*Sainte-Marguerite 3*

— *Choix de variétés à floraison indépendante de la longueur du jour.*

Grâce à ces variétés, on peut espérer produire des Pois d'Angole toute l'année. Toutefois, la période hivernale correspond là aussi à une croissance faible et la floraison très diffuse de ces variétés nécessite de nombreuses récoltes. Il semble qu'elles aient une productivité moyenne et une mauvaise qualité (var. originaires d'Indes adaptées à la consommation en sec). Certains types locaux (*Bagatelle*), productifs, ont malheureusement des grains et des gousses de taille assez modeste. Ils pourraient être utilisés comme géniteurs.

— *Action des dates de semis.*

Les semis tardifs permettent de récolter sur des plantes naines mais la productivité est diminuée et on ne peut agir que dans le sens d'une plus grande tardiveté. Cette technique ne peut présenter un intérêt que pour la conserverie (GOODING).

En zone volcanique humide, la période de production dure un mois de moins qu'en zone calcaire sèche. Elle est uniforme et correspond sensiblement à la première récolte de la zone calcaire sèche. L'ensemble des phénomènes physiologiques étant un peu plus long (floraison : 12 jours plus tardive, en moyenne), la 2ᵉ floraison ne peut sans doute pas être induite dans la limite fixée par les jours courts.

c) *Facilité de récolte.*

Les frais de récolte représentent l'essentiel du prix de revient de la culture, le poids de gousses vertes récoltées par un homme en une heure est le principal facteur de la rentabilité de la culture.

Taille des plantes.

L'intérêt des plantes naines d'une part et des plantes à croissance déterminée (gousses groupées à l'extérieur de la plante) d'autre part est indiscutable.

Groupement de la récolte.

Ce caractère a été étudié au niveau de la floraison. Il est très souhaitable que la production soit groupée pour diminuer le nombre de récoltes manuelles, mais il est absolument indispensable qu'elle le soit dans l'optique d'une récolte mécanique.

Des variétés telles que *Goyave 2*, *Castel 1* ou *Marie-Galante* donnent en 15 jours 50 à 60 p. 100 du total de la récolte alors que *Vernou*, *Mounien*, *56.57.2A*, *Bagatelle* produisent de façon presque constante pendant plusieurs mois.

Poids unitaire de la gousse.

Ce caractère est très important. Cueillir une gousse de 1 g demande le même travail que cueillir une gousse de 3 g.

d) *Qualité du grain.*

On recherche un grain assez gros, tendre et peu ou pas coloré, une gousse charnue saine, possédant un nombre de grains suffisants (4-5).

e) *Rendement.*

Les 4 essais réalisés en 1969-1970 (tabl. 14) comportent 3 répétitions sauf l'essai II constitué de 2 répétitions avec fumier et 2 répétitions sans fumier.

La fertilisation 33.100.120 est apportée au semis.

Le témoin est dans tous les essais *GI 54/3.2.*

Les variétés mises en essai ont été choisies dans la collection en fonction de leur qualité et de leur productivité apparente (nombre de gousses).

Les rendements sont de l'ordre de 60 q/ha en zone calcaire sèche et 40 q/ha en zone volcanique humide (tabl. 24). Les réactions aux sols ferralitiques acides (essai II) sont très variables (*La Seiva*, *Bagatelle*).

f) *Conclusion à l'étude des variétés.*

Parmi les variétés les plus productives décrites par ailleurs (Derieux et Suard), *Vernou* (à cause de la taille de ses grains) et *Retraite 2* (à cause de sa sensibilité aux insectes et de ses gousses très aplaties), sont à éliminer (tabl. 15).

Les variétés *Juliette* et *Grosse-Montagne* ont un port trop désordonné, et, une production trop étalée. Ces caractères entraînent une mauvaise efficacité des cueilleurs.

Goyave 2, *Kaki*, *Marie-Galante*, *Grands-fonds 4* sont des variétés relativement hautes et dressées, dont la production est assez groupée dans le temps et dans l'espace. *Goyave 2* paraît plus précoce et plus régulière.

Parmi les variétés naines, déterminées et précoces, *GI 54/3* a donné des résultats décevants et serait peut-être à remplacer par *Castel 1*.

Les variétés *56.57.2A* et *GC 12/2* semblent indifférentes à la longueur du jour comme *Bagatelle*. Elles sont intéressantes, *Bagatelle* en particulier, en raison de son adaptation aux sols ferralitiques. Sa productivité a été confirmée en zone calcaire sèche. *56.57.2A* est irrégulière.

Mounien est une variété demi-naine, à croissance plus ou moins déterminée, régulière, dont l'ensemble des caractères est satisfaisant, sauf, toutefois, la taille de la gousse et du grain.

Tardive et demi-naine, *La Seiva* a une croissance indéterminée. Elle a une forte productivité en conditions favorables mais est sensible aux sols ferralitiques.

Bagatelle, *Grosse-Montagne*, *Mounien*, *Grands-fonds 4* ont des gousses et des grains trop petits (tabl. 15).

TABLEAU 15

Caractères à la récolte des variétés les plus productives

	Type de croissance	Période de production (1)	Sensibilité aux insectes	Poids de la gousse (g)	Poids de 100 grains frais (g)	Nombre de grains/gousse	% de grains par rapport à la gousse
GI 54/3	Déterminé	Début janvier	Très sensible	2,4	29	4,6	52
Kaki	Intermédiaire	Janvier	Sensible	2,5	28	4,5	51
56-57-2A	Déterminé	Janvier	Sensible	2,5	26	5,3	44
GC 12-2	Déterminé	Début janvier	Sensible	2,5	28	5,0	48
La Seiva	Indéterminé	Fin février	Peu sensible	2,7	28	5,0	48
Bagatelle	Indéterminé	Fin décembre	Peu sensible	1,7	21	4,6	52
Goyave 2	Intermédiaire	Début janvier	Sensible	2,5	27	4,9	45
Mounien	Intermédiaire	Février	Peu sensible	1,9	21	4,5	52
Castel 1	Déterminé	Début janvier	Sensible	2,7	23	5,1	40
Juliette	Indéterminé	Début janvier	Sensible	2,5	27	4,6	54
Vernou	Indéterminé	Janvier	Sensible	2,0	19	5,1	40
Grosse-Montagne	Indéterminé	Février	Peu sensible	1,9	18	5,2	48
Grands-Fonds 4	Indéterminé	Février	Peu sensible	1,7	24	4,4	50
Marie-Galante 4	Indéterminé	Fin janvier	Peu sensible	2,6	29	4,8	48
Retraite 2	Déterminé	Janvier	Très sensible	2,4	22	4,8	40

(1) Les dates n'ont qu'une valeur relative et correspondent à un semis de fin juin en Basse-Terre.

En résumé, nous retiendrons par ordre de précocité :

Bagatelle
GI 54/3 ou *Castel 1*
Goyave 2
Mounien
La Seiva

En réserve : *56.57.2A* ou *GC 12/2*
Juliette
Kaki
Grosse-Montagne

VI. — DISCUSSION ET PERSPECTIVES

Le milieu tropical est particulièrement intéressant par les possibilités qu'il offre (conditions assez constantes, culture possible toute l'année), que l'on peut illustrer par la technique des semis échelonnés tout au long de l'année. Mais ce n'est là qu'une première impression. Le Pois d'Angole donne l'exemple de réactions bien tranchées à l'action des saisons : floraison en jours courts, croissance rapide en mai-juin. Les conditions climatiques sont, effectivement, plus constantes qu'en milieu tempéré mais les plantes (comme tous les êtres vivants qui y sont adaptés) sont plus sensibles à ces petites variations.

Le Pois d'Angole présente un système de reproduction avec passage par la graine, considéré comme classique, mais qui est l'exception en milieu tropical où les plantes les plus importantes sont multipliées végétativement : Canne à sucre, Patate douce, Igname, Graminées fourragères...

Cette étude a permis de mieux connaître la biologie et la variabilité du Pois d'Angole. Le matériel local comporte une gamme intéressante de variétés. D'autre part, certaines techniques culturales ont été définies ou mieux exploitées.

La durée limitée de ce travail n'a pas permis de vérifier certains résultats ou de résoudre certains problèmes qui ont simplement été posés.

Des précisions devront être apportées dans trois domaines : la plante, la culture, les objectifs.

La plante

Les travaux à poursuivre concernent :

— Les conditions de conservation des semences.

— La fécondation et la fructification. Quelle est la part des insectes dans la fécondation ? La variation du nombre de grains par gousse et la mauvaise nouaison sont-elles dues à une mauvaise fécondation ? Existe-t-il une possibilité d'action par les hormones de croissance ?

— La définition des conditions optima pour le bouturage, peut permettre une amélioration de nos méthodes de travail en présence d'un taux d'allogamie élevé, lui-même à chiffrer pour d'autres variétés.

La culture

Les variétés réagissent de façon différente à la fertilisation qui, de ce fait, n'est pas parfaitement définie. Les essais sont poursuivis par la Station d'Agronomie (J. E. SALETTE). Le fumier semble agir sur la nodulation. Est-ce par effet de la matière organique sur la structure du sol, par modification du pH, ou action des éléments minéraux (Ca) ? Une étude du comportement des souches de *Rhizobium* en rapport avec le terrain serait sans doute intéressante.

Les traitements herbicides en préémergence restent à essayer (KASASIAN).

Le problème des chenilles semble résolu par le DDT. Il reste à définir les conditions les plus rationnelles et économiques d'emploi. Des virus parasites d'*Heliothis* sp. sont en cours d'essais (P. F. GALICHET).

Les objectifs

Ils sont parfois difficiles à définir en fonction du type de culture. Dans le cadre d'une production familiale on recherchera des plantes produisant en permanence et pouvant servir de haies. En bordure des champs de canne on utilisera des variétés hautes et dressées, qui peuvent également servir de brise-vent.

En production commerciale certains caractères sont toujours recherchés :

— qualité : grains de taille suffisante, peu ou pas coloré,

— type de plantes permettant un prix de revient minimum à la récolte, production de gousses groupée dans le temps et l'espace,

— production à Noël et étalement de la production.

Ces objectifs doivent obligatoirement être réalisés si l'on se place dans le cadre d'une récolte mécanique pour la conserverie. D'autres qualités deviennent indispensables : non coloration du grain (SANCHEZ-NIEVA) et facilité de battage des gousses fraîches.

L'étalement de la récolte devient également nécessaire pour allonger la période d'activité de l'usine. Peut-être serait-il possible de traiter d'autres espèces (*Phaseolus*) ?

Enfin, la mécanisation de la récolte nécessite une position des gousses à l'extérieur ou au sommet de plantes, naines de préférence, pour que l'on puisse récolter en une seule fois une fraction importante du potentiel de la plante.

Mécanisation et conserverie supposent un développement de la culture et un groupement géographique des producteurs.

Connaissant la plante, ses possibilités, sa culture, les données qui nous font le plus défaut sont donc d'ordre économique.

— Quel est, dans les conditions économiques et sociales des Antilles françaises, le prix de revient d'une culture de Pois d'Angole à grande échelle ?

— A ce prix de revient et en supposant un réseau de distribution organisé quel tonnage peut-on espérer vendre sur place ou à l'extérieur ? Les possibilités d'exportation (U. S. A. par exemple et tous les pays où vivent indiens et antillais) semblent compromises par des prix de revient plus élevés que dans les Antilles anglophones.

L'avenir économique du Pois d'Angole justifie-t-il la mise en œuvre d'un programme de sélection ?

Dans l'état actuel de la production les variétés locales permettent un progrès satisfaisant. Dans le cadre d'un développement important de la production, la question peut se poser. Il existe des programmes de sélection à Trinidad, Saint-Domingue et Porto-Rico entre autres. Une adaptation locale est cependant nécessaire en ce qui concerne les types de sol, ou le climat. Par exemple, une variété indifférente à la longueur du jour à Trinidad (11 h 30 à 12 h 30) peut se comporter comme plante de jours courts en Guadeloupe (11 h-13 h), si la limite de longueur du jour est de l'ordre de 12 h 30.

Le problème est d'ordre économique, puisque le sélectionneur dispose d'une grande variabilité et que les techniques de sélection classiques peuvent être adoptées. Le taux de réussite faible des croisements et la nécessité d'isolement pour les autofécondations alourdissent un peu le système, mais ne créent en aucun cas de difficultés majeures.

Reçu pour publication en août 1971

REMERCIEMENTS

Au sein du Centre de Recherches agronomiques des Antilles et de la Guyane (I. N. R. A.) les stations de Zoologie agricole (P. F. Galichet, A. Delplanque) et de Pathologie végétale (C. M. Messiaen, F. Jailloux, A. Beyries) ont déterminé les parasites animaux et végétaux, la Station d'Agronomie (J. E. Salette, A. Gomez) a réalisé les analyses chimiques.

Je remercie L. Degras, directeur de la station d'amélioration des plantes du Centre de Recherches agronomiques des Antilles, pour ses conseils.

SUMMARY

SOME DATA ON THE BEHAVIOUR OF PIGEON PEA IN GUADELOUPE (FRENCH WEST INDIES)

The Pigeon Pea (*Cajanus cajan* L.) is a pulse with two interests : protein content and ability to grow in poor soils. In Guadeloupe it is used as fresh green peas (40 to 50 q/ha of unshelled pods), but it can be used as fodder in the dry season.

Different aspects of the plant's biology have been studied : germination ability, growth, ramification, morphology, determinism of flowering time, fruit setting rate (10 to 12 p. 100), evolution of grain, vegetative multiplication and sprouting ability. The photoperiod has a determinative effect on growth and development, but a study of 200 sources collection (India, Africa, West Indies) shows that reactions to day-length differ.

The morphological variability observed led to the definition of characteristics to differentiate the varieties. They concern the whole plant (habit, type of growth), the flower (colour), the pod (shape, colour, seeds number) and the seed (colour, size).

Some aspects of cultural techniques have been specified (sowing date, plant population, chemical weed control, manuring, insect control) with the purpose of improving culture, rentability and mechanization. The advantage of some local varieties has been pointed out in agreement with the characteristics looked for : productivity, earliness, ease of harvesting, seed and pod quality, insects resistance, adaptation to different types of soil.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABRAMS R., Studies on natural crosspollination in pigeon peas (*Cajanus cajan*). *J. Agric. Univ. P.-Rico*, 51, 1, 1-21 (in *Plant Breeding Abstr.*, **37**, 4, 7199).

CROSS L. A. The pigeon pea today. Texaco Trinidad.

DERIEUX M., 1969 *a*. Recherches sur la formation et l'évolution du grain de Pois d'Angole (*Cajanus cajan*). *VII[e] Congrès annul. Assoc. inter. caraibe des Plantes Alimentaires* (C. F. C. S., juillet 1969) 204-207

DERIEUX M., 1969 *b*. Résultats d'essais préliminaires à l'étude de deux légumineuses vivrières (*Cajanus cajan et Vigna sinensis*). *VII[e] Congrès annul. Assoc. inter. caraïbe des Plantes Alimentaires* (C. F. C. S., juillet 1969) 164-172.

DERIEUX M., 1971. Comportement de quelques légumineuses fourragères en Guadeloupe (*Vigna, Stylosanthes, Desmodium, Cajanus*). *Fourrages*, n° 45, 77-116.

DERIEUX M., SUARD C., 1970. *Le Pois d'Angole.* Note technique. Centre de Recherches agronomiques des Antilles et de la Guyane, I. N. R. A.

DURGA PRASAD, M. M. K., NARASIMHA B. L., 1963. Some observations on anthesis and pollination in redgram (*Cajanus cajan L.*). *Andhra agric. J.* (Bapatla), **10**, 161-7.

GALICHET P. F., 1970. Communication personnelle.

GOODING H. J., 1962. The agronomic aspects of pigeon pea. *Field Crop. Abstr.*, **15**, 1-5.

GUY P., 1964. Compte rendu d'une expérience préliminaire sur la croissance et le développement des luzernes. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 4, 389-417.

HENDERSON T. H., 1966. Practice and preference among pigeon pea growers in Trinidad. *Carribbean food crops society, 4th annual meeting,* Kingston.

HENDERSON T. H., 1965. Some aspects of pigeons pea (*Cajanus cajan*) farming in Trinidad. *Occ. Ser.* 3, *Dep. agric. Econ. Fm Mgmt, Univ. W. Indies*, pp. 40 (in Field Crop. Abst, 19, 3, 1576).

HERRERA P. G., 1967. Effect of height of cutting on pigeon pea and Koa haole. *Agricultura trop.*, **53**, 1, 34-42.

HORST K. T., 1961. Selection of pulses in Surinam. VI. Miscellaneous pulses news crops. *Surin. Landb.*, **9**, 3, 75-80.

JADAL B. S. et *al.*, 1945. Natural crossing in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. in the Bombey deccan. *Indian J. Genet et Plant. Breed.*, 60-62.

JOHNSON R. M., RAYMOND W. D., 1964. The chemical composition of some tropical food plants. 2. Pigeon peas (*Cajanus cajan*) and cowpeas (*Vigna unguiculata*). *Trop. Sci.*, **6**, 2, 68-73 (in *Field Crop. Abstr.*, **18**, 1, 203).

KASASIAN L., 1964. Chemical weed control in pigeon peas. *Caribb. Agric.* **2**, 4, 721-742. (in *Field Crop-Abstr.*, **18**, 2, 817).

KAUL C. L., SINGH S. P., 1967. Effects of some growth regulators with gametocical properties on *Cajanus cajan* (L.) Millsp. *Indian J. agric. Sci.*, **37**, 1, 69-76.

KRAUSS F. G., 1932. The pigeon Pea (*Cajanus indicus*), its impovement, culture and utilization in Hawaii. *Hawaii Agric. Expt. Stat., Bull.*, **64**, 46 pp.

LLORENS A. A., OLIVIERI J. A., 1957. Produccion y mercadeo del Gandul en Puerto Rico. *Estacion exper. agric. Univer. P. Rico. Bol.*, **138**, pp. 32.

MUKHERJEE D., 1960. Studies on spacing of *Cajanus cajan* (L.) Millsp. *Indian J. agric. Sci.*, **30**, 3, 177-184.

PURSEGLOVE J. W., 1968. *Tropical crops. Dicotyledons l.* Longmans, Green and Co. Ltd, 346 p.

RIOLLANO A., 1964. Effects of photoperiodism and other factors on the improvement of pigeon pea varieties. *J. Agric. Univ. P. Rico*, **48**, 3, 232-35 (in *Plant Breed. Abstr.* **36**, 1, 1224).

RIOLLANO A., PEREZ A., CRAMOS, 1962. Effects of planting date, variety, and plant population on the flowering and yield of pigeon pea (*Cajanus cajan L.*). *J. Univ. P. Rico*, **46**, 2, 127-134.

SALETTE J. E., COURBOIS J. M., 1968. Agronomical aspects of pigeon pea (*Cajanus cajan*) in *Marie-Galante. Carribbean food crops. Soc. 6[e] annual meeting* Trinidad, Ronéo, 12 p.

SANCHEZ-NIEVA, F., 1963. Applications of the shear press to determine the degree of maturity of pigeon peas. *J. Agric. Univer. P. Rico*, **37**, 3, 212-216.

SANCHEZ-NIEVA F. et *al.*, 1960. Maturity indices for pigeons peas. *J. Agric. Univ. P.-Rico*, **44**, 2, 60-69.

SEN S., SUR S. C., 1964. A study on visinism in pigeon pea (*Cajanus cajan* L.) Millsp. *Agricultura* (Louvain), **12**, 3, 421-6 (*in Field Crop. Abstr.*, **18**, 2, 816).

SEN S. et *al.*, 1966. Inheritance of dwarfness in pigeon pea (*Cajanus cajan* (L.)) Millsp. *Züchter*, **36**, 8, 379-80.

SOLOMON S. et *al.*, 1957. A study of heterosis in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. *Indian J. Genet.*, **17**, 2, 90-95.

WHYTE R. O., 1964. Plant breeding, seeds and seed production. *The grassland and fooder ressources of India.* 202-243. Icar New Delhi.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (4), 409-422.

ACTION DE LA TEMPÉRATURE ET DE LA DURÉE D'ÉCLAIREMENT SUR LA CROISSANCE ET LA FLORAISON DE DEUX TYPES ÉLOIGNÉS DE LUZERNE CULTIVÉE, *MEDICAGO SATIVA* L. (1)

P. GUY, F. BLONDON * et J. DURAND *

Station d'Amélioration des plantes fourragères, I. N. R. A.,
86 - Lusignan
** Laboratoire du Phytotron, C.N.R.S.,*
91 - Gif-sur-Yvette

RÉSUMÉ

Les effets de la température et de la durée d'éclairement sur la croissance et la floraison de deux types éloignés de *Medicago sativa* L. sont étudiés en phytotron. Ces deux types réagissent qualitativement de la même manière à ces deux facteurs.

Un éclairement continu permet d'obtenir, quelle que soit la température, la croissance et la floraison la plus rapide. La durée du jour, qu'elle soit de 24 ou de 16 heures d'éclairement de 18 000 lux (115 000 ergs · cm^{-2} · s^{-1}), n'a pas d'effet sur le nombre de fleurs par inflorescence, par contre, le nombre d'inflorescences par plante âgée de 2 mois, est plus important en jours continus.

Les températures élevées provoquent une croissance plus rapide et une floraison plus précoce. Elles augmentent le nombre d'inflorescences par plante âgée de 2 mois mais diminuent le nombre de fleurs par inflorescence.

Mots clés : *génotypes, floraison, croissance, température, durée d'éclairement, luzerne.*

INTRODUCTION

Il existe peu d'études qui permettent d'analyser de façon indépendante et simultanée l'action de la température et de la durée d'éclairement sur la croissance et la floraison de la Luzerne. En effet, la plupart des travaux mettent en évidence essentiellement l'action de la température (Gist et Mott, 1957 ; Smith, 1969 et 1970 ; Leach, 1971). Dans le but de mieux connaître la physiologie de la plante et ainsi de

(1) Ce travail a été effectué au laboratoire du Phytotron, C. N. R. S., à Gif-sur-Yvette dans le cadre de recherches coopératives C. N. R. S. - I. N. R. A.

mettre au point des techniques utilisables en sélection nous avons entrepris de comparer les effets de la température et de la durée d'éclairement sur deux types éloignés de luzerne : les cultivars *Gabès* et *Luciole*. Nous avons étudié successivement la croissance et la floraison. Pour l'étude de la floraison nous nous sommes limités aux températures et photopériodes qui semblaient les plus adéquates.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

A. — *Le matériel végétal*

Deux types de luzerne sont utilisés : les cultivars *Gabès* et *Luciole*. *Gabès* est cultivé en irrigation dans le sud tunisien sous un régime d'exploitation très rapide, de 8 à 10 coupes par an au stade « bouton floral ». *Luciole* est utilisé en France sous un régime d'exploitation plus lent, 4 coupes par an au stade « début floraison ». Ces deux types, dans leur aire d'adaptation, sont capables de très fortes productions de matière sèche (COURANJOU, 1965). Les semences utilisées sont calibrées (poids de 1 000 graines 2,14 g pour *Gabès*, 2,13 g pour *Luciole*) et placées en boîte de Petri sur papier-filtre humide, dans une étuve obscure à 22°C durant 36 heures.

B. — *Conditions expérimentales pour l'étude de la croissance*

Seize jeunes plantes sont alors placées, à espacement régulier, dans une terrine (20 × 20 × 6,5 cm). Ces jeunes plantes sont déposées en surface, la radicule plongeant à l'intérieur du support de vermiculite avec une légère couche de verrane au fond de la terrine. Un dispositif de sub-irrigation permet l'alimentation. Il est constitué par un bac en matière plastique, percé latéralement d'un trou assurant le drainage, placé sur un chariot de 0,25 m². Dans ce bac, sont déposées quatre terrines. Chaque bac est rempli, tous les jours, durant un quart d'heure de solution nutritive (BLONDON et CHOUARD, 1965).

Les différentes températures sont continuellement de 27°, de 24° ou de 17°C, et pour chaque température, il y a trois durées d'éclairement journalier : 9 h, 16 h ou 24 h, ce qui fait 9 conditions différentes. Dans chacune de ces conditions sont placées deux terrines, soit deux fois seize plantes, de chaque cultivar. Toutes les plantes sont soumises à un éclairement de 18 000 lux (115 000 ergs · cm^{-2} · s^{-1}), à une humidité relative de 70 p. 100, sauf à 24°C où elle est de 50 p. 100. La durée de chaque expérience est de 33 jours. Il y a trois essais successifs.

C. — *Conditions expérimentales pour l'étude de la floraison*

Dans un pot en matière plastique de 10 × 10 × 15 cm est placée une plantule. Le support est constitué de vermiculite arrosée quotidiennement de solution nutritive. Les différentes températures sont continuellement de 27°, de 24° ou de 22°C et pour chaque température il y a deux durées d'éclairement journalier : 16 et 24 h, ce qui fait 6 conditions différentes. Dans chaque condition sont placées 12 plantes de chaque cultivar. Ces 24 plantes sont disposées sur un chariot de 0,25 m². L'intensité de l'éclairement et l'humidité relative sont les mêmes que précédemment. A 22°C cette dernière est de 70 p. 100. La durée de chaque expérience est de deux mois. Il y a trois essais successifs.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

I. — *La croissance*

Le critère de croissance utilisé est le poids de matière sèche, pour chaque plante, obtenu en fin d'essai après 33 jours de culture. En étudiant la variance entre plantes d'une même condition nous constatons que celle-ci est d'autant plus grande que le poids moyen des plantes est plus élevé. En conséquence, pour rendre les variances

comparables d'une condition à l'autre, nous avons fait une transformation logarithmique des données pour l'analyse statistique. Les tableaux 1 et 2 résument les résultats obtenus et l'analyse de variance.

TABLEAU 1

Poids de matière sèche en grammes de 32 plantes obtenus, après 33 jours de culture, suivant le cultivar, la température et la durée d'éclairement dans 3 essais successifs

Essai	Température (en °C)	Durée d'éclairement (en heures) 24		16		9	
		Gabès	Luciole	Gabès	Luciole	Gabès	Luciole
1	27	24,88	17,01	13,91	6,24	3,18	1,83
2		24,52	23,90	9,07	4,63	1,74	1,11
3		38,80	24,57	16,50	10,94	3,90	2,18
1	24	24,48	18,71	18,78	8,31	4,71	1,52
2		28,71	21,48	11,27	4,79	1,64	0,89
3		34,39	29,05	16,22	11,25	4,44	2,84
1	17	15,34	12,95	9,67	4,92	2,70	0,96
2		6,93	5,69	6,26	2,72	0,73	0,53
3		13,65	10,91	7,21	4,48	1,76	1,13

TABLEAU 2

Analyse de variance du logarithme du poids sec suivant l'essai, le cultivar, la température, la durée d'éclairement et leurs interactions simples

Source de variation		Degré de liberté	Variance	F_1	F_2
Essai (E)		2	0,339	56,8**	
Durée d'éclairement (D)		1	4,878	820**	159**
Température (T)		2	0,607	102**	24,6**
Cultivar (C)		1	0,661	111*	43,5*
Interaction	E × T	4	0,024 6	4,12**	
	D × C	2	0,043 1	7,23**	
	E × D	4	0,030 7	5,15**	
	D × T	4	0,010 6	1,79	
	C × T	2	0,001 2	0,20	
	C × E	2	0,015 2	2,55	
1e erreur		28	0,005 0		
2e erreur incluant les interactions NS		36	0,006 0		

F_1 est calculé par rapport à la 2e erreur.
F_2 est calculé par rapport à l'interaction essai × traitement.
* significatif au seuil de 5 p. 100 ; ** significatif au seuil de 1 p. 100.

a) *Les effets principaux.*

Quels que soient la température et le cultivar *le poids de matière sèche est*, même rapporté à l'heure d'éclairement, *toujours d'autant plus grand que la durée d'éclairement est plus longue.* Pour les deux cultivars la quantité de matière sèche produite est maximale à 24°C, elle décroît légèrement à 27°C et beaucoup à 17°C. La croissance de *Gabès* est toujours supérieure à celle de *Luciole* quel que soit l'essai, la photopériode et la température. Les différents essais ne donnent pas de résultats semblables en valeur absolue mais ils vont tous dans le même sens.

Les effets principaux sont très importants, très significatifs par rapport à l'erreur et même, dans la plupart des cas, par rapport aux interactions simples.

b) *Les interactions.*

Sans transformation des données, l'absence d'interaction traduit des effets additifs. Par contre, avec une transformation logarithmique, l'absence d'interaction traduit des effets multiplicatifs. Les interactions essai-température, essai-durée d'éclairement, durée d'éclairement-cultivar sont très significatifs (tabl. 2). L'étude des données naturelles et logarithmiques montre que ces effets sont additifs. Les interactions durée d'éclairement-température, température-cultivar, cultivar-essai, sont non significatives (tabl. 2). L'étude des résultats expérimentaux montre que les effets de la température et de la durée d'éclairement sont multiplicatifs, ceux de la température et du cultivar presque multiplicatifs et ceux du cultivar et de l'essai entre additifs et multiplicatifs.

c) *Croissance de la Luzerne suivant la température et la valeur de l'éclairement.*

Malgré la variabilité des résultats, l'analyse statistique, tenant compte des répétitions et des cultivars, nous permet de tirer des conclusions concernant l'action de la température et de la durée d'éclairement sur la croissance de la Luzerne. En effet les deux cultivars réagissent qualitativement de la même manière à ces deux facteurs.

TABLEAU 3

Poids sec obtenu en p. 100 (1) chez la luzerne, après 33 jours de culture, suivant la température et la durée d'éclairement

Température (°C)	Durée d'éclairement (en heures) 24	16	9
27	98	39	9
24	100	45	10
17	42	22	5

(1) Le plus grand poids sec est obtenu à 24°C en 24 heures d'éclairement en additionnant les 3 essais successifs et les 2 cultivars. Ce poids sec par convention est égal à 100.

Aussi les résultats obtenus (tabl. 1) peuvent-ils s'exprimer en considérant ensemble les 3 essais et les 2 cultivars. La quantité maximale de matière sèche est produite à 24°C en 24 heures d'éclairement. Par convention, celle-ci est égale à 100 et les quantités de matière sèche obtenues aux autres températures et valeurs d'éclairement sont rapportées en p. 100 de la production maximale (tabl. 3).

La représentation graphique de l'influence de la durée d'éclairement (fig. 1) et de la température (fig. 2) sur la croissance est réalisée en coordonnées semi-logarith-

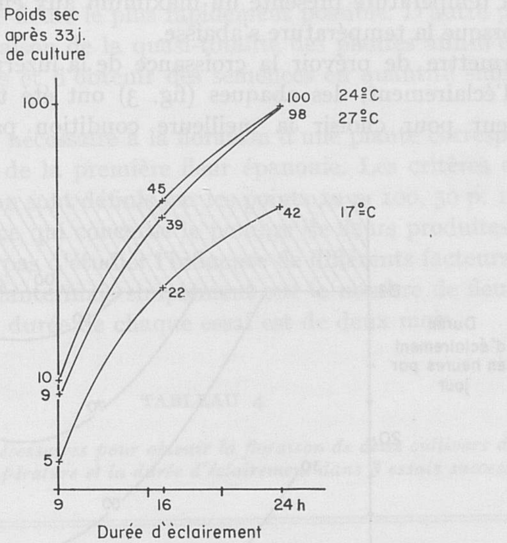


FIG. 1. — *Influence de la durée d'éclairement sur la croissance de* Medicago sativa

Par convention le poids sec à 33 jours obtenu à 24°C et 24 heures d'éclairement par jour est égal à 100.

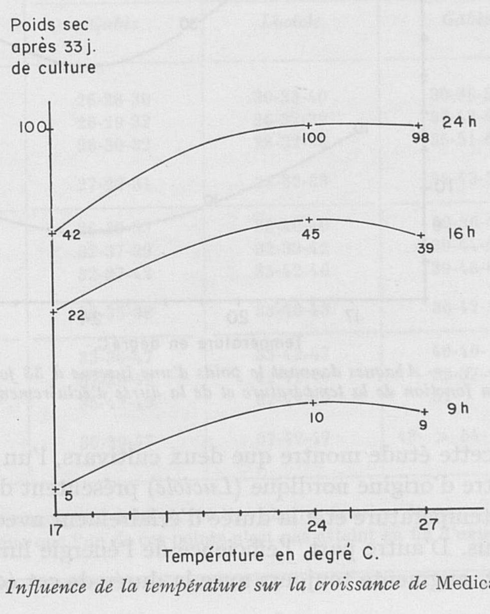


FIG. 2. — *Influence de la température sur la croissance de* Medicago sativa

miques. La transformation logarithmique des poids secs relatifs permet de rendre comparable les courbes d'action, car les croissances en valeur absolue sont très différentes. La croissance est d'autant plus forte que la durée d'éclairement quotidienne est plus longue.

La courbe d'action de la durée d'éclairement est intermédiaire entre la droite et l'exponentielle. Ainsi, l'efficience de l'énergie lumineuse, rapportée à l'heure d'éclairement, est multipliée par 1,5 lorsqu'on passe de 16 à 24 heures. La courbe d'action de la température présente un maximum aux environs de 24°C et décroît rapidement lorsque la température s'abaisse.

Pour permettre de prévoir la croissance de la luzerne suivant la température et la durée d'éclairement, des abaques (fig. 3) ont été tracés. Ils peuvent servir au sélectionneur pour choisir la meilleure condition parmi celles dont il peut disposer.

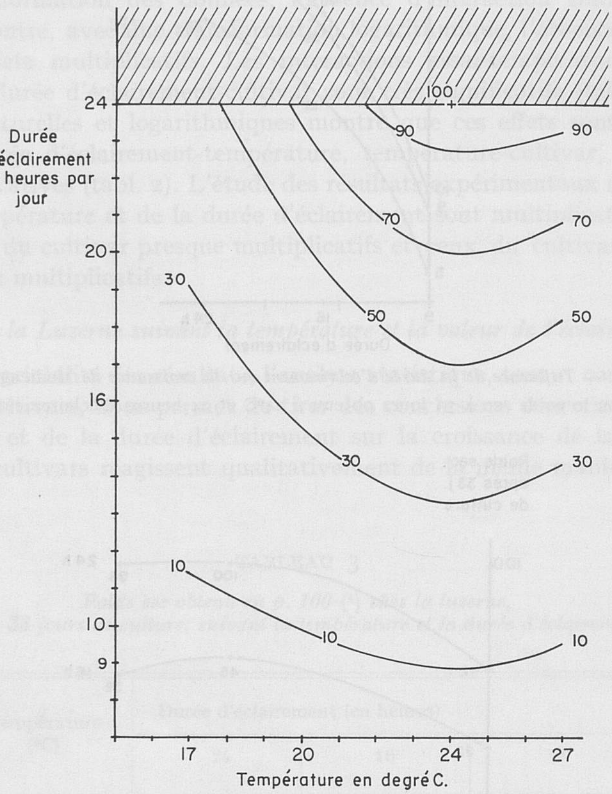


Fig. 3. — *Abaques donnant le poids d'une luzerne à 33 jours en fonction de la température et de la durée d'éclairement*

En conclusion, cette étude montre que deux cultivars, l'un d'origine méditerranéenne (*Gabès*), l'autre d'origine nordique (*Luciole*) présentent des réponses de croissance similaires à la température et à la durée d'éclairement avec le même optimum : 24°C et jours continus. D'autre part, l'efficience de l'énergie lumineuse, rapportée à l'heure d'éclairement, augmente toujours avec la durée de cet éclairement.

II. — *La floraison*

Des observations préliminaires sur la floraison nous ont montré que celle-ci semblait s'effectuer le plus rapidement aux températures chaudes et en jours continus. Aussi, avons-nous choisi les températures de 27, 24, 22°C en 16 et 24 heures d'éclairement.

Notre but était de trouver, pour les sélectionneurs, les conditions permettant d'obtenir le maximum de fleurs le plus rapidement possible. D'autre part il est aussi nécessaire d'avoir la floraison de la quasi-totalité des plantes afin d'éviter des biais génétiques systématiques et d'obtenir des semences en quantité suffisante pour les essais.

Le nombre de jours nécessaire à la floraison d'une plante correspond à la durée qui permet l'apparition de la première fleur épanouie. Les critères de précocité et d'étalement de la floraison sont définis par les points 10 p. 100, 50 p. 100 et 90 p. 100 des plantes fleuries. En ce qui concerne le nombre de fleurs produites par plante, le but de ce travail n'était pas d'étudier l'influence de différents facteurs sur le nombre de fleurs *possibles* par plante mais simplement sur le nombre de fleurs *produites* en un temps déterminé. La durée de chaque essai est de deux mois.

TABLEAU 4

Nombre de jours nécessaires pour obtenir la floraison de deux cultivars de luzerne suivant la température et la durée d'éclairement dans 3 essais successifs

Essai	Température (en °C)	Durée d'éclairement (en heures)			
		24		16	
		Gabès	*Luciole*	*Gabès*	*Luciole*
1		26-28-30	30-33-40	30-36-56	40-40-
2		26-29-32	26-32-39	37-42-49	37-49-53
3	27	28-30-32	28-32-35	35-51-64	35-46-56
Moyenne		27-29-31	28-32-38	34-43-56	37-45- > 58
1		26-30-33	33-40-40	30-36-49	36-49-57
2		32-37-39	32-39-42	39-44-56	42-46-56
3	24	32-37-42	35-42-46	39-46-64	39-53-56
Moyenne		30-35-38	33-40-43	36-42-56	39-49-56
1		33-36-47	33-43-47	40-40-	36-57-64
2		37-39-49	42-42-46	39-57-	56- - -
3	22	35-42-49	37-42-49	51- - -	56 - -
Moyenne		35-39-47	37-42-47	43- > 54- > 65	49- > 62- > 65

Le premier nombre correspond à 10 p. 100 des plantes fleuries, le second à 50 p. 100 et le dernier à 90 p. 100. Un tiret indique que l'un de ces points n'est pas atteint en fin d'expérience.

a) *La précocité de floraison.*

Les données élémentaires concernant la précocité de floraison figurent dans le tableau 4. Les deux cultivars réagissent de la même manière. Aussi les résultats obtenus peuvent-ils s'exprimer en considérant ensemble les 3 essais et les 2 cultivars (tabl. 5). A 22°C en 16 heures d'éclairement, la médiane de floraison n'est pas toujours atteinte. Pour cette raison, l'analyse de variance (tabl. 6) a été effectuée uniquement pour le point 10 p. 100 de plantes fleuries. Aucune des interactions simples n'est significative. Nous considérons donc seulement les effets principaux. Quels que soient la température et le cultivar, la médiane de floraison est retardée d'environ deux semaines lorsque la durée d'éclairement quotidienne est réduite de 24 à 16 heures. L'étalement de la floraison croît de 8 à 20 jours lorsque la durée d'éclairement diminue de 24 à 16 heures (tabl. 5). La médiane de floraison est retardée d'environ 10 jours lorsque la température baisse de 27 à 22°C mais l'étalement de la floraison n'est pratiquement pas modifié (tabl. 5). Dans toutes les conditions, *Gabès* est plus précoce que *Luciole* d'environ 3 jours (tabl. 4). L'effet de l'essai est significatif mais faible, l'écart maximum est de 5 jours.

La précocité de floraison apparaît donc comme très sensible aux conditions du milieu. La floraison la plus rapide est obtenue en jours continus à 27°C. Dans ces conditions, il faut un mois pour atteindre la médiane de floraison alors que deux mois sont nécessaires à 22°C en 16 heures. Par ailleurs, l'étalement de la floraison est plus que doublé.

b) *La quantité de fleurs.*

La quantité de fleurs produites par plante, dépend du nombre de fleurs par inflorescence et du nombre d'inflorescences par plante. Ces deux composantes sont dénombrées séparément après 2 mois de culture. Les inflorescences en boutons sont aussi comptées.

Les tableaux 7, 8 et 9 présentent les résultats obtenus et les conclusions des analyses de variance.

1. *Nombre de fleurs par inflorescence.*

Des facteurs étudiés, seule la température a un effet important et très significatif. En effet plus les températures sont basses, plus le nombre de fleurs par inflorescence est élevé (tabl. 8). Ce résultat permet de comprendre pourquoi les inflorescences obtenues en serre ont beaucoup moins de fleurs que celles des plantes élevées en conditions naturelles où les températures sont plus fraîches.

2. *Nombre d'inflorescences par plante.*

Certaines interactions simples sont significatives mais l'examen des tableaux 7 et 8 montre qu'il y a peu de modification dans les classements.

La durée d'éclairement a un effet très significatif et celui-ci reste toujours prépondérant par rapport aux autres facteurs et à toutes les interactions (tabl. 9). L'effet de la température, bien qu'inférieur à celui de la durée d'éclairement est important et supérieur aux interactions. Le cultivar n'a pas d'action significative, par contre, l'effet de l'essai est significatif.

TABLEAU 5

Nombre moyen de jours nécessaires pour obtenir la floraison de 10 p. 100, 50 p. 100 et 90 p. 100 des plantes de luzerne suivant la température et la durée d'éclairement

Température (en °C)	Durée d'éclairement (en heures)						Moyenne		
	24			16					
	10 %	50 %	90 %	10 %	50 %	90 %	10 %	50 %	90 %
27	27	31	34	36	44	> 57	31	37	> 46
24	32	37	40	37	46	56	35	41	48
22	36	41	47	46	> 57	> 65	41	> 49	> 56
Moyenne	32	36	40	40	> 49	> 59			

Chaque nombre représente la moyenne des deux cultivars dans les trois essais successifs.

TABLEAU 6

Analyse de variance de la précocité, mesurée en jours au point 10 p. 100 de plantes fleuries, suivant l'essai, le cultivar, la température, la durée d'éclairement et leurs interactions simples

Source de variation		Degré de liberté	Variance	F_1	F_2
Essai (E)		2	83,03	5,55*	
Durée d'éclairement (D)		1	592,11	39,50**	29,5*
Température (T)		2	298,02	19,70**	11,7*
Cultivar (C)		1	93,44	6,29*	NS
Interaction	E × D	2	20,02	NS	
	E × T	4	25,53	NS	
	E × C	2	5,53	NS	
	D × T	2	14,20	NS	
	D × C	1	7,12	NS	
	T × C	2	2,53	NS	
1re erreur		14	16,76		
2e erreur incluant les interactions NS		29	14,98		

F_1 est calculé par rapport à la 2e erreur.
F_2 est calculé par rapport à l'interaction essai-traitement.
* significatif au seuil de 5 p. 100, ** significatif au seuil de 1 p. 100, NS : non significatif.

TABLEAU 7

Influence de la température et de la durée d'éclairement sur le nombre de fleurs par inflorescence (A), *d'inflorescences par plante* (B) *et de fleurs par plante* (C) *apparues chez deux cultivars de luzerne après deux mois de culture*

Essai	Température (en °C)	Durée d'éclairement (en heures)											
		24						16					
		Gabès			*Luciole*			*Gabès*			*Luciole*		
		A (1)	B (1)	C (1)	A	B	C	A	B	C	A	B	C
1		5,06	86	430	5,04	76	380	4,25	31	124	4,52	16	64
2	27	5,53	48	240	4,22	46	184	6,08	14	84	6,65	10	70
3		6,41	110	660	4,59	146	584	6,86	13	91	6,57	39	234
1		6,52	55	330	6,06	58	348	6,08	28	168	5,59	16	80
2	24	6,70	49	294	6,11	38	228	6,50	21	126	5,33	5	25
3		6,12	24	144	5,84	18	90	6,91	11	77	6,07	12	72
1		9,02	30	270	6,67	42	252	8,74	13	104	8,91	17	136
2	22	10,60	28	280	8,60	31	248	10,80	4	40	12,80	0,4	5
3		12,80	57	684	10,97	70	770	10,65	6	60	6,52	2	12

(1) Les lettres A, B et C indiquent pour chaque variété dans chaque condition :
A. Nombre de fleurs par inflorescence.
B. Nombre d'inflorescences par plante.
C. Nombre de fleurs par plante.

TABLEAU 8

Influence de la température et de la durée d'éclairement sur le nombre de fleurs par inflorescence (A), *d'inflorescences par plante* (B) *et de fleurs par plante* (C) *apparues chez la luzerne après deux mois de culture*

Température (en °C)	Durée d'éclairement (en heures) 24			16			Moyenne marginale		
	A (1)	B (1)	C (1)	A	B	C	A	B	C
27	5,14	85,3	413	5,82	20,5	111	5,48	52,9	262
24	6,22	40,3	239	6,08	15,5	91	6,15	27,9	165
22	9,78	43,0	417	9,73	7,1	59	9,76	25,0	238
Moyenne marginale	7,04	56,2	357	7,21	14,4	87	7,13	35,3	222

(1) Chaque nombre représente la moyenne des deux cultivars dans les trois essais successifs. Les lettres A-B-C indiquent pour chaque variété dans chaque condition :

A = nombre de fleurs par inflorescence.
B = nombre d'inflorescences par plante.
C = nombre de fleurs par plante.

TABLEAU 9

Synthèse des analyses de variance concernant le nombre de fleurs par inflorescence, d'inflorescences par plante et de fleurs par plante apparues chez la luzerne après deux mois de culture

Source de variation	Nombre de fleurs par inflorescence F_1	F_2	Nombre d'inflorescences par plante F_1	F_2	Nombre de fleurs par plante F_1	F_2
Essai (E)	S*		S*		S*	
Durée d'éclairement (D)	NS		TS***	S*	TS***	NS
Température (T)..........	TS***	TS**	TS***	NS	NS	
Cultivar (C)	NS		NS		NS	
Interaction E × D	NS		NS		NS	
Interaction E × T	NS		S*		S*	
Interaction E × C	NS		NS		NS	
Interaction D × T	NS		S*		NS	
Interaction D × C	NS		NS		NS	
Interaction T × C	NS		NS		NS	
Interaction D × T × C	NS		NS		NS	

F_1 est calculé par rapport à l'erreur résiduelle.
F_2 est calculé par rapport à l'interaction traitement × essai.
S* significatif à 5 p. 100, TS** à 1 p. 100, TS*** à 1 p. 100, NS non significatif.

Le nombre d'inflorescences par plante est lié à la croissance. Ainsi s'explique l'effet prédominant de la température et surtout de la durée d'éclairement. Il y a 12 fois plus d'inflorescences à 27°C, en 24 heures, qu'à 22°C en 16 heures.

3. *Nombre de fleurs par plante.*

Ce caractère est le plus important du point de vue pratique. Le nombre de fleurs par plante résultant de la multiplication des composantes précédentes, la précision est moindre. Seule l'interaction essai-température est significative.

L'effet de la durée d'éclairement est très important, supérieur à tous les autres. Il est dû uniquement au nombre d'inflorescences par plante. La température n'a pas d'effet décelable. Elle agit de façon opposée sur le nombre de fleurs par inflorescence et sur le nombre d'inflorescences par plante. Ainsi à 27°C, il y a beaucoup d'inflorescences avec un petit nombre de fleurs, à 22°C, peu d'inflorescences mais avec beaucoup de fleurs. Le cultivar n'a pas d'action. L'effet de l'essai est important mais d'ordre inférieur à celui de la durée d'éclairement.

En conclusion, le nombre de fleurs par plante est le résultat des actions complexes de la durée d'éclairement, de la température et aussi à un moindre degré d'éléments incontrôlés. A l'âge de deux mois, le nombre de fleurs par plante est multiplié par 7 en passant de 22°C en 16 heures à 27°C en 24 heures.

DISCUSSION

Les données bibliographiques concernant l'action de la température et de la durée d'éclairement sur la croissance et la floraison de la Luzerne sont difficilement comparables. En effet, le but recherché par Oakley et Westover (1921), Mayer, Vincent et Écochard (1951) ; Nittler et Gibbs (1959) ; Blondon, Chesneaux et Guy (1967) est essentiellement l'identification variétale et la précision des conditions expérimentales est très variable suivant les possibilités de travail (Guy, 1964). Dans notre étude l'utilisation du phytotron a permis d'étudier indépendamment et simultanément l'action de la température et de différentes durées d'éclairement : 24,16 et 9 heures d'une valeur de 18 000 lux.

Les deux cultivars, l'un méditerranéen *Gabès*, l'autre flamand *Luciole* réagissent qualitativement de manière semblable à la température et à la valeur de l'éclairement. De plus ceux-ci présentent les mêmes optimums pour la croissance (24°C en jours continus) et la floraison (27°C en jours continus). Cette similitude de réaction entre cultivar méditerranéen et le cultivar nordique de luzerne a aussi été mise en évidence par Leach (1971) avec les cultivars *Totano* et *Rhizoma*. En général, les types méditerranéens peuvent croître en hiver lorsque la température est fraîche en raison, semble-t-il, de la sélection et de la sécheresse estivale qui empêcherait leur croissance. Les types nordiques sont au contraire plus orientés vers une croissance estivale. Les conditions climatiques de l'hiver provoquent un arrêt de leur croissance et ainsi une bien meilleure résistance au froid. Dans nos conditions expérimentales, non limitantes pour l'alimentation en eau et en éléments nutritifs, quantitativement *Gabès* a toujours une croissance supérieure à *Luciole* et une plus grande précocité de floraison. Nous connaissons mal les relations qui existent entre la croissance des plantules et le rende-

ment annuel d'une plante pérenne. Cependant, la constante supériorité de *Gabès* sur *Luciole* dans nos essais, nous conduit à penser qu'il faudrait tester systématiquement des croisements entre types méditerranéen et flamand pour tenter de trouver des recombinaisons alliant capacité de production et résistance au froid.

L'action de la durée d'éclairement, avec un éclairement constant de 18 000 lux (115 000 ergs/cm^{-2}/s^{-1}), est très importante sur la floraison de la Luzerne. Les jours continus sont les plus favorables. La durée d'éclairement n'agit pas uniquement par la quantité totale d'énergie reçue par la plante car le rendement énergétique, dans nos conditions expérimentales, augmente toujours avec la durée d'éclairement. Ainsi le gramme de matière sèche et la fleur, les plus économiques en énergie, sont produits en jours continus. Ces résultats sont importants pratiquement pour la préparation de plants et l'accélération des générations. Cependant, l'action de la durée d'éclairement ne peut être réduite *à une action typiquement photopériodique*. En effet, dans des expériences non décrites ici, nous avons montré qu'une durée d'éclairement de 9 heures et de 18 000 lux (115 000 ergs/cm^{-2}/s^{-1}) suivie de 7 heures de lumière incandescente de faible intensité (40 lux, 12 700 ergs/cm^{-2}/s^{-1}) augmente l'élongation des tiges mais diminue le poids sec obtenu par rapport au témoin en 9 heures d'éclairement de 18 000 lux. D'autre part si la durée de l'éclairement naturel d'automne et d'hiver de la région parisienne est complémentée, en serre, par un appoint de lumière incandescente de 2 000 lux pour obtenir la photopériode adéquate, la floraison n'est pas possible. La valeur de l'éclairement est trop faible bien que la photopériode et la température soient tout à fait adéquates.

La croissance, aux températures étudiées (27, 24 et 17°C) est la plus importante à 24°C. Cette température est plus favorable que 27°C bien que la différence de croissance entre ces deux températures ne soit pas toujours significative (BLONDON et GUY, 1969). L'optimum de température, pour la croissance de la Luzerne, proposé par différents auteurs dépend du matériel et des conditions expérimentées. Le maximum de croissance serait à 25°C pour LANGER (1967), aux températures alternées de 27-21°C pour SMITH (1970) et à 27°C pour LEACH (1971). L'examen et l'interprétation des différents résultats met en évidence que la croissance maximale est obtenue aux environs de 24°C pour les plantes jeunes ou plus âgées. Par contre, la floraison la plus précoce est obtenue à 27°C dans nos expériences et à 32-27°C dans celles de SMITH (1970). Nous n'avons pas utilisé de températures supérieures à 27°C, cependant les résultats obtenus par SMITH (1970) permettent de penser que cette température est proche de l'optimum. Il semble donc exister une température optimale différente pour la croissance (24°C) et la floraison (27°C). Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus dans les conditions naturelles par PEYREMORTE, PLANCQUAERT et CHAMBON (1970). Ces auteurs mettent en évidence une différence entre les meilleures conditions de croissance et de production de semences. Cette dernière serait favorisée par une restriction limitée de la croissance.

Il convient de signaler ici que, dans nos expériences, le nombre de fleurs par inflorescence est d'autant plus réduit que la température est plus élevée, alors que le nombre d'inflorescences par plante est plus élevé lorsque la température est plus chaude. L'action de la température est donc complexe et le nombre de fleurs par plante est le résultat de deux influences contraires.

Reçu pour publication en septembre 1971.

SUMMARY

INFLUENCE OF TEMPERATURE AND DURATION OF ILLUMINATION ON THE GROWTH AND FLOWERING OF TWO DIFFERENT TYPES OF CULTIVATED LUCERNE, *MEDICAGO SATIVA* L.

The effects of temperature and duration of illumination on the growth and flowering of the two different types, cultivars *Gabès* and *Luciole*, are studied in phytotron. Growth is studied at 17, 24 and 27°C with 9, 16 and 24 hours of 18 000 lux illumination and flowering at 22, 24 and 27°C with 16 and 24 hours of 18 000 lux illumination. The duration of experiments is respectively 1 and 2 months.

Both cultivars react in the same way to the different conditions and show athe same optima.

a) Growth : the longer duration of illumination the larger is always the weight of dry matter/duration of illumination ratio (fig. 1, table 3). Optimal temperature is 24°C. The graphs obtained (fig. 3) can be used by the breeder in choosing the best condition from those available to him.

b) Flowering : the maximal earliness and minimal spreading of flowering are obtained at 27°C in continuous daylight *i. e.* at a higher temperature than the one giving maximum growth (table 5).

Duration of illumination and temperature have an important effect on the quantity of flowers and floral buds visible after 2 months of cultivation ; there are then 7 times more flowers at 27°C-24 hours than at 22°C-16 hours. The effect of temperature is complex. As it increases, the number of inflorescences per plant increases, but the number of flowers per inflorescence decreases (table 8).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BLONDON F., CHOUARD P., 1965. Facteurs externes capables de provoquer la floraison du *Dactylis glomerata* L. Action de la température. *C. R. Acad. Sci. Sér. D.*, **260**, 6966-6969.

BLONDON F., CHESNEAUX M.-T., GUY P., 1967. Action de photopériodes et de thermopériodes sur le comportement de deux types extrêmes de luzernes françaises, *Medicago sativa* L. *C. R. Acad. Sci., Ser. D.*, **264**, 596-598.

BLONDON F., GUY P., 1969. Action de la température et de la durée d'éclairement sur la croissance de deux types extrêmes de luzerne cultivée, *Medicago sativa* L. *C. R. Acad. Agric.*, **55**, 1194-1200.

COURANJOU J., 1965. Essai de classification physiologique de la Luzerne. *Fourrages*, **24**, 132-153.

GIST G. R., MOTT G. O., 1957. Some effects of light intensity, temperature and soil moisture on the growth of alfalfa, red clover, and birdsfoot trefoil seedlings. *Agron. J.*, **49**, 33-36.

GUY P., 1964. Compte rendu d'une expérience préliminaire sur la croissance et le développement des luzernes. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 383-417.

LANGER R. H. M., 1967. The effect of light and temperature on the growth of lucerne. in *The Lucerne Crop*, Langer (Éd.), 314 p. Wellington, Auckland and Sydney, A. H. and A. W. Reed, 314 p.

LEACH G. J., 1971. The relation between lucerne shoot growth and temperature. *Austral. J. agric. Res.*, **22**, 49-59.

MAYER R., VINCENT A., ÉCOCHARD R., 1951. Les populations françaises de luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **1**, 210-255.

NITTLER L. W., GIBBS G. H., 1959. The reponse of alfalfa varieties to photoperiod, color of light and temperature. *Agron. J.*, **51**, 727-730.

OAKLEY R. A., WESTOVER H. L., 1921. Effect of the length of day on seedlings of alfalfa varieties and the possibility of utilizing this as a practical means of identification. *J. agric. Res.*, **21**, 599-607.

PEYREMORTE P., PLANCQUAERT Ph., CHAMBON J., 1970. *Détermination des besoins en eau d'une culture de luzerne destinée à la production de graines.* Institut Technique des céréales et des fourrages (I. T. C. F.), Broch., Paris, 22 p.

SMITH D., 1969. Influence of temperature on the yield and chemical composition of vernal alfalfa at first flowering. *Agron. J.*, **61**, 470-472.

SMITH D., 1970. Influence of temperature on the yield and chemical composition of five forage legume species. *Agron. J.*, **62**, 520-523.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (4), 423-443.

ESSAIS DE BOUTURAGE LIGNEUX DE LA VARIÉTÉ *WILLIAMS* (*PYRUS COMMUNIS* L.)

B. THIBAULT et L. HERMANN

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches I. N. R.A.,
49 - Angers

RÉSUMÉ

L'étude de différents facteurs pouvant influencer la rhizogenèse de boutures ligneuses de la variété de poirier *Williams* a été entreprise plusieurs années consécutives : substrat de stratification, mode d'application de l'hormone, durée et température de stratification, apport de fongicide à la base des boutures, date de prélèvement et état physiologique du rameau, rang de l'œil situé à la base de la bouture.

Les résultats ont montré qu'un substrat très filtrant, tel le sable pur, assurait une bonne rhizogenèse. Les applications d'acide indolylbutyrique en trempage rapide à 5 000 p. p. m. répétées une seconde fois après ressuyage ont conduit à des taux d'enracinement assez élevés. Dans tous les cas, la survie de la bouture après transplantation est très précaire : la durée et la température de stratification ne semblent pas agir sur ces faibles taux de reprise. Le captane, sans diminuer la rhizogenèse maintient saine la base des boutures pendant la stratification. En échelonnant les dates de prélèvements du 5 novembre au 17 février, on assiste à une variation du taux d'enracinement avec 3 maximuns pour les boutures de tête et 2 pour les boutures de base.

Du fait des phénomènes de « pourriture », la pratique du bouturage ligneux pour le Poirier ne peut pas encore être envisagée.

Mots clés : *bouturage ligneux, fongicides, hormones, poirier*

I. — INTRODUCTION

Nous avons montré dans un travail précédent (B. Thibault, L. Hermann, 1966) qu'il était possible d'obtenir, avec un bon pourcentage de réussite, des boutures herbacées de la variété de Poirier *Williams*, en opérant au mois de mai-juin sous brouillard. Cette technique comporte toutefois quelques inconvénients :

— le matériel végétal est très fragile à cette époque et la moindre altération de la feuille peut compromettre les résultats ;

— l'ensoleillement conditionnant la photosynthèse est aussi un facteur de succès dont on n'est évidemment pas maître ;

— l'installation de serres de brumisation demande une certaine mise de fonds.

Il nous a donc semblé que le bouturage ligneux, à condition de réussites égales, présenterait l'avantage d'une maîtrise plus parfaite des conditions de travail alliée à un prix de revient nettement inférieur.

1. — *Objectifs*

Les travaux que nous rapportons ici se sont échelonnés sur plusieurs années, de 1965 à 1969. Ils avaient pour but de mettre au point les meilleures méthodes pour assurer :

— une bonne émission de racines sur un plus grand nombre de boutures ;

— un pourcentage maximum de survie de ces boutures.

Les différents facteurs sur lesquels nous avons fait porter nos essais intéressent d'abord les conditions extérieures : substrat de stratification, mode d'application de l'hormone, durée et température de stratification, apport de fongicide à la base des boutures. D'autres facteurs plus intrinsèques, tels que la date de prélèvement, l'état physiologique de la pousse sur laquelle la bouture est prélevée, le rang de l'œil situé à la base de la bouture, ont été ensuite abordés.

2. — *Revue bibliographique*

Travaillant à l'Université de Californie, HARTMANN, HANSEN et GRIGGS ont poursuivi une série d'études sur le bouturage ligneux du Poirier. Leurs résultats ont été publiés en 1958, 1960, 1962 et 1963. Ces travaux ont montré tout d'abord de grande différences variétales dans la capacité de rhizogenèse puisque dans des conditions comparables (traitement à 100 ou 200 p.p.m. d'IBA [1] par trempage pendant vingt-quatre heures, suivi d'une stratification de quatre semaines à 18°) ils obtenaient 63 p. 100 de boutures reprises pour *Pyrus variolosa*, 53 p. 100 pour *Old Home*, 3 p. 100 pour *Williams* et 0 p. 100 pour *Farmingdale*.

Par la suite ils ont attiré l'attention sur trois points :

— il importe d'assurer la satisfaction des besoins en froid des yeux supérieurs de la bouture ;

— le pourcentage d'émission de racines baisse régulièrement depuis fin octobre (72 p. 100 pour le 26 octobre) jusqu'à fin janvier (0 p. 100 pour le 20 janvier) ;

— il est possible d'appliquer l'hormone en trempage rapide (5 secondes) à des concentrations de 1 000, 2 000 et 3 000 p.p.m. avec des résultats cependant inférieurs à ceux obtenus par un trempage prolongé (72 p. 100 avec *Old Home* contre 58,7 p. 100).

HIGDON et WESTWOOD (1963) essayaient eux aussi différentes techniques pour améliorer l'enracinement des boutures de Poirier. Ils montraient que pour *Old Home* certains facteurs comme le diamètre de la bouture, l'état juvénile de la pousse, sa position, le porte-greffe du pied-mère, pouvaient avoir une influence sur le succès du bouturage

(1) Acide Indolylbutyrique.

rage. Les boutures prélevées en novembre survivaient mieux que celles prélevées au printemps, quelle que soit l'époque de plantation. Enfin, pour les variétés difficiles à raciner : *Beurré d'Anjou, Williams, Beurré Bosc, Doyenné du Comice, Kieffer et Seckel,* ils préconisaient la greffe sous écorce sur des troncs d'arbres adultes : la base enterrée de la greffe émet des racines avec ou sans traitement à l'IBA. Cette technique qui reste d'un emploi très limité, rappelle celle décrite par LAPINS en 1961 où la greffe était faite par approche sur un jeune semis de Poirier et celle utilisée pour le Pommier par E. KEMMER à l'Université de Berlin-Ouest avec 80 p. 100 de réussite.

En 1964, JULLIARD note que sur des boutures éborgnées de *Vitis berliandieri* l'IBA appliqué à l'apex provoque une rhizogenèse abondante à la base des boutures. Au contraire, les applications basales d'auxine à différentes concentrations restent sans effet.

En 1966, CARLSON publie les résultats d'essais mis en place pour préciser le substrat de forçage. Il obtient avec *Old Home* 58 p. 100 d'enracinement après un traitement en trempage rapide à 2 000 p.p.m. d'IBA et stratification dans la tourbe.

HOWARD et GARNER à East Malling (1964) obtiennent de bons résultats avec *Old Home* après un trempage rapide à 5 000 p.p.pm. et une stratification à 20° pendant quatre semaines dans un milieu à part égale de tourbe + sable. Ils notent également que la meilleure époque de prélévement se situe fin septembre début octobre. Par contre, HOWARD (1965) montre que sur Pommier la capacité d'émission de racines augmente de fin novembre à fin mars.

FADL et HARTMANN montrent en 1967 que l'émission de racines chez *Old Home* est importante à la fin de l'été et en automne mais très faible ensuite; cette fluctuation suit celle relative à la potentialité de débourrement des yeux à bois. En ce qui concerne *Williams* ils obtiennent, par la technique du réchauffement basal, une fluctuation de l'émission de racines dans le temps avec un maximum de 45 p. 100 au prélèvement du 15 décembre.

Les yeux de *Williams* produiraient, tout au long de l'année, des inhibiteurs de substances favorables à l'enracinement. Ces inhibiteurs seraient éliminés ou inactivés par le froid (10 jours à + 4°C). Par contre, les yeux de *Old Home* prêts à débourrer synthétiseraient des substances favorables à l'enracinement.

Sur des boutures de Pommier, HOWARD (1968) remarque que les pourritures à la base sont plus fréquentes aux fortes concentrations d'auxines et aux hautes températures de stratification, l'optimum se situant à 22°.

La même remarque est faite par FIORINO (1967). Appliquant l'IBA aux concentrations de 2 000, 4 000 et 6 000 p.p.m. sur des boutures de *Williams,* il constate que les résultats sont en corrélation avec la concentration mais qu'on enregistre quelques dégâts à 6 000 p.p.m. Par contre, la date de prélèvement la plus favorable se situe en octobre, juste après la chute des feuilles où l'on obtient 69 p. 100 d'enracinement comparés à 56 p. 100 en décembre et 43 p. 100 en janvier. Enfin les substrats : perlite tourbe, perlite + tourbe, amènent des résultats identiques (23 à 28,7 p. 100) et meilleurs que ceux de la vermiculite (7,5 p. 100). La note originale de ce travail est apportée par l'emploi de substances de croissance ajoutées aux 5 000 p.p.m. d'IBA. Les résultats suivants étaient obtenus pour *Williams* : IBA seul : 39 p. 100. IBA + adénine : 57 p. 100 IBA + vit. B : 65 p. 100 et pour *Beurré Bosc* : IBA seul : 44 p. 100, IBA + adénine : 76 p. 100.

JUILLIARD (1965) avait montré également que l'adjonction de vitamine K_5 favorisait la rhizogenèse chez *Vitis vinifera*.

L'apport de produits anticryptogamiques peut également modifier la rhizogenèse. DOESBURG (1962) sur plantes ornementales a montré l'influence bénéfique du captane. CHAUDRY (1966) travaillant avec différents *Prunus* note l'action bénéfique du thirame et du captane. Par contre, le zirame a eu un effet phytotoxique assez marqué. Les fongicides bénéfiques retardaient toutefois quelque peu l'émission des racines. DAMAVANDY (1970) montre également l'effet rhizogène sur Pêcher × Amandier du captane et du thirame.

ASSAF en 1966 montrait, pour différentes espèces, l'importance du rang de l'œil situé à la base des boutures. Sur la variété de Poirier *Beurré Clairgeau*, après traitement à 3 000 p.p.m. d'IBA, les boutures ayant à leur base les yeux n^os^ 9, 10 ou 11 avaient eu le plus grand nombre de racines par rapport à celles ayant à leur base des yeux situés plus haut ou plus bas sur le rameau d'origine.

Le même auteur, reprenant les travaux de JULLIARD, apportait l'IBA en application apicale comparée à l'application basale. Dans les deux cas et toujours avec *Beurré Clairgeau* l'émission de racines était satisfaisante et, dans le meilleur cas, on notait respectivement 60 et 55 p. 100 de boutures racinées.

3. — *Essais préliminaires*

Un essai préliminaire était effectué l'hiver 1962-1963 avec une série de onze variétés. Les boutures prélevées le 5 décembre étaient trempées pendant vingt-quatre heures dans une solution à 150 p.p.m. d'IBA et mises à stratifier à 20°. Le 2 janvier des racines étaient apparues sur 40 à 50 p. 100 des boutures de trois variétés : *Beurré Giffard*, *Old Home* et *Conférence*. L'ensemble de ces boutures était transplanté dans une bâche où la température de fond était maintenue à 20° mais aucune ne survécut.

En 1963-1964 une série de concentrations d'IBA et de NAA était expérimentée sur des boutures de *Williams* et de *Passe-crassane* prélevées le 17 janvier, stockées au froid, traitées et mises à stratifier le 5 février. Les concentrations essayées étaient de 100, 200 et 400 p.p.m. en trempage de quinze heures, 500, 1 000 et 2 000 p.p.m. en trempage de cinq secondes, 2 000, 4 000 et 8 000 p.p.m. en poudrage. La plantation avait lieu en bâche chauffée à 18° par boutures isolées, aussitôt après le traitement. Aucune bouture ne survivait en juin.

En 1964-1965, avec *Williams*, un essai de conservation des boutures au froid, avant ou après la stratification à la chaleur, nous avait montré la fragilité du rameau de Poirier. Le passage dans un milieu froid et humide amène des altérations compromettant la survie des boutures. Les prélèvements avaient été échelonnés chaque mois du 9 octobre au 9 février. L'émission de racines n'eut lieu que pour le premier et le dernier prélèvement.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — *Matériel*

Tous les essais ont été effectués avec la variété *Williams*. D'une part cette variété avait montré une bonne aptitude à l'enracinement par bouturage herbacé sous brouillard, d'autre part c'est la seule variété pour laquelle nous pouvions disposer de quantité suffisante de rameaux.

Les boutures ont été prélevées sur des rameaux mesurant au minimum 40 cm de longueur. Ces rameaux appartenaient à des arbres adultes, en production. Deux types ont été utilisés :

— bouture de tête : comprenant l'œil terminal du rameau ;
— bouture de base : partie du rameau située vers la base mais ne comportant pas de talon, la coupe supérieure étant faite au-dessus d'un œil.

La stratification s'est toujours effectuée par paquets de 20 ou 25 boutures posées verticalement dans le substrat. Chaque paquet représentant une répétition de l'essai. Le nombre de répétitions a varié de quatre à dix. Le dispositif expérimental a été le dispositif « blocs de Fisher ». La longueur des boutures a été de 20 à 25 centimètres. Le quart supérieur a été laissé à l'air libre afin que les deux ou trois premiers yeux puissent recevoir une quantité suffisante de froid. La température de fond a été maintenue en général entre 18 et 21° à l'aide de résistances électriques. Mis à part l'essai « types de substrat » le milieu d'enracinement a toujours été du sable pur.

B. — *Description des essais et résultats*

1. *Facteurs externes.*

Type de substrat.

La nature du substrat conditionne principalement l'humidité et l'aération régnant à la base des boutures. Cet essai a donc porté sur deux types de substrat :

— un mélange à volume égal de tourbe et de sable de rivière ;
— du sable de rivière à éléments assez gros et calibrés.

Le prélèvement a été effectué le 16 février 1966. Traitées par trempage rapide à 5 000 p.p.m. d'IBA les boutures furent mises à stratifier à la température de 20°.

Le pourcentage de boutures racinées a été relevé le 10 mars, 22 jours après. Le milieu constitué uniquement de sable s'est révélé supérieur à celui contenant de la tourbe : 35,5 p. 100 contre 4,5 p. 100 en ce qui concerne les boutures de tête et 42 p. 100 contre 8,5 p. 100 en ce qui concerne les boutures de base. L'état sanitaire des boutures était d'ailleurs bien meilleur, la tourbe entretenant vraisemblablement une humidité trop importante qui favorise les pourritures.

Mode d'application de l'hormone.

Ces essais ont été poursuivis pendant trois années. Les boutures ont été prélevées fin janvier ou début février et stratifiées pendant trois semaines à un mois. L'IBA a été appliqué soit par trempage rapide de trois à quatre secondes, soit par trempage prolongé de quinze à seize heures, soit par poudrage.

Les applications par trempage rapide ont été également faites en deux fois : un second trempage a lieu après ressuyage de la première application (20 minutes environ).

Dans l'essai le plus complexe les traitements suivants ont pu être comparés :

— Trempage rapide (quatre secondes) :

a) 5 000 p.p.m. appliqué 2 fois à la base
b) 5 000 p.p.m. appliqué 2 fois au sommet

c) 5 000 p.p.m. appliqué 1 fois à la base + 1 fois au sommet
d) 3 000 p.p.m. appliqué 2 fois à la base
e) 7 000 p.p.m. appliqué 2 fois à la base

— Trempage prolongé (quinze heures) :

f) 100 p.p.m. appliqué à la base
g) 500 p.p.m. appliqué à la base
h) 1 000 p.p.m. appliqué à la base
i) 100 p.p.m. appliqué au sommet
j) 500 p.p.m. appliqué au sommet
k) 1 000 p.p.m. appliqué au sommet

— Poudrage :

l) 10 000 p.p.m. appliqué à la base

Parmi les modalités d'application de l'hormone figurent donc des applications localisées soit au sommet, soit à la base des boutures.

Par la suite, des concentrations légèrement différentes : 2 000, 3 000, 4 000 p.p.m. en trempage rapide, 500 et 700 p.p.m. en trempage prolongé ont été mises en comparaison.

Les résultats obtenus pour les deux types de bouture par une application unique ou renouvelée d'hormone à la concentration de 5 000 p.p.m. en trempage rapide *montrent d'une manière extrêmement nette l'effet favorable de ce second trempage sur le pourcentage de boutures racinées* : 28 contre 12 p. 100 en boutures de tête et 31 contre 19,5 p. 100 en boutures de base.

Le tableau 1 présente les résultats obtenus dans l'essai mettant en comparaison le plus grand nombre de traitements.

Seuls les traitements *g* et *d* en boutures de base ont permis d'obtenir un taux de boutures racinées (62 p. 100) significativement supérieur à la moyenne obtenue avec les onze meilleurs traitements de cet essai. Deux remarques s'imposent :

a) le trempage rapide à 3 000 p.p.m. a induit un nombre de racines par boutures racinées bien supérieur au trempage prolongé à 500 p.p.m ;

b) les boutures de tête ayant subi les mêmes traitements ont eu, elles aussi, un nombre de boutures racinées assez important.

Les autres concentrations mentionnées ci-dessus et qui ont fait l'objet d'un essai complémentaire n'ont pas conduit à des résultats sensiblement différents.

On peut donc, à la suite de ces trois essais, résumer et commenter ainsi les résultats obtenus :

— Il convient de signaler de nouveau l'intérêt d'un double trempage, sans en proposer actuellement d'explication ; par la suite nous avons toujours utilisé cette technique.

— Les résultats montrent que les applications apicales sur des boutures pourvues de leurs yeux n'ont aucune action sur la rhizogenèse, quels que soient la concentration et le type de bouture.

— Les poudrages, appliqués, il est vrai, à une seule concentration (10 000 p.p.m.) ont donné des résultats très médiocres contrairement à ce que nous avions observé avec le bouturage herbacé.

TABLEAU I

Mode d'application de l'hormone. 1967-1968

Pourcentage de boutures racinées et nombre de racines par bouture racinée

(5 répétitions de 20 boutures) Stratification : 30 jours

Méthode	Trempages prolongés											
Concentration	100 p.p.m.				500 p.p.m.				1 000 p.p.m.			
Zone d'application	Base		Sommet		Base		Sommet		Base		Sommet	
Type de bouture	B	T	B	T	B	T	B	T	B	T	B	T
% de boutures racinées..	27	5	0	2	62	46	0	0	33	46	0	0
Nbre de racines par bouture racinée	2,14	1,80	—	1,50	3,11	3,26	—	—	2,78	4,87	—	—

Méthode	Trempages rapides										Poudrage	
Concentration	3 000 p.p.m.		5 000 p.p.m.						7 000 p.p.m.		10 000 p.p.m.	
Zone d'application	Base		Base		Sommet		B + S		Base		Base	
Type de bouture	B	T	B	T	B	T	B	T	B	T*	B	T
% de boutures racinées..	62	55	33	58	0	1	32	48	48	—	9	28
Nbre de racines par bouture racinée	5,48	2,74	3,51	3,48	—	1	2,15	2,08	4,14	—	2,66	2,86

* Par suite d'une erreur matérielle, ce traitement n'a pas été effectué.
B = boutures de base
T = boutures terminales

— Les trempages prolongés et rapides ont fourni des résultats très comparables. Toutefois un contrôle fait dix-sept jours après la mise en stratification a montré que les trempages prolongés n'avaient pas encore induit l'émission de racines alors que les boutures traitées par trempage rapide présentaient un taux d'enracinement atteignant dans les meilleurs cas 15 à 20 p. 100 de boutures racinées (fig. 1).

— Dans les conditions de ces essais les concentrations optimales pour les deux types d'application de l'hormone par trempage ont été les suivants :

- 500 p.p.m. en trempage prolongé ;
- 3 000 p.p.m en trempage rapide (deux trempages).

— En plus de ces résultats sur le taux de rhizogenèse, ces essais ont mis en évidence un pourcentage important de boutures atteintes de « pourriture ». Cet accident peut apparaître en cours de stratification mais plus particulièrement après transplan-

tation. De légères différences paraissent se dessiner : les trempages prolongés semblent responsables d'accidents plus nombreux et les boutures de base semblent les plus affectées.

On peut noter à ce sujet que les boutures de base présentent, sur la partie enterrée, de nombreux « éclatements » de lenticelles qui semblent être la conséquence d'une prolifération de tissus dédifférenciés particulièrement sensibles à des micro-organismes

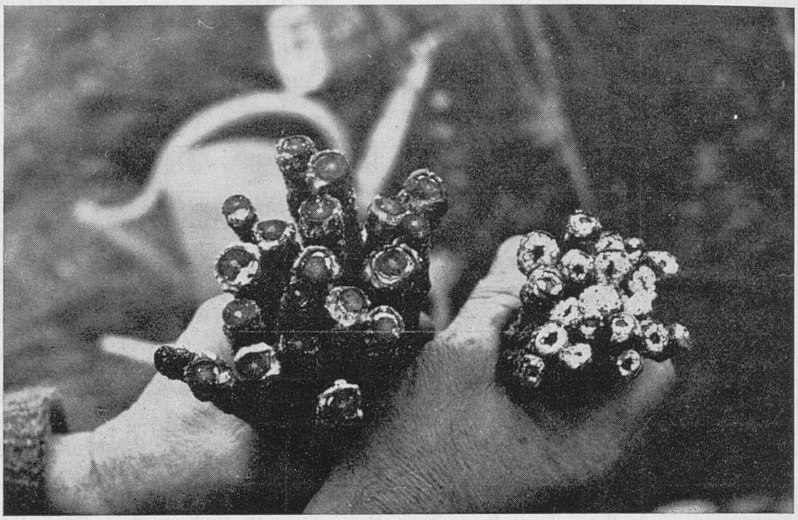


FIG. 1. — *Boutures de tête à droite — Boutures de base à gauche après 13 jours de stratification à 20°*

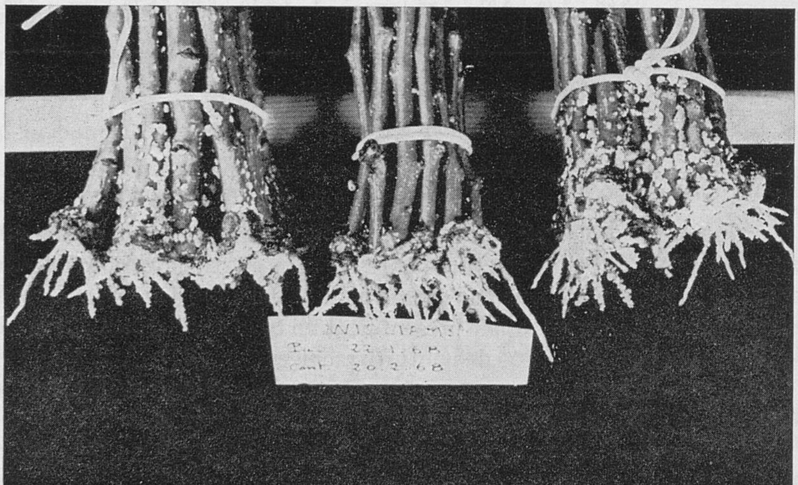


FIG. 2. — *Au centre : boutures de tête — Aux extrémités : boutures de base*
Remarquer la différence d'éclatement des lenticelles

responsables de cette pourriture. Ce phénomène se manifeste beaucoup moins sur les boutures de tête, sur lesquelles, par ailleurs, l'émission de racines est un peu plus rapide (fig. 2.)

Durée de stratification.

Les contrôles d'enracinement effectués généralement entre vingt-deux et trente jours après la mise en stratification, ont montré que les racines avaient déjà atteint après ce laps de temps une longueur de un à deux centimètres. On peut penser que le meilleur moment pour la transplantation devrait se situer juste avant l'allongement des racines.

Cet essai comprenait donc des contrôles d'enracinement après treize, dix-sept, vingt et un, vingt-cinq et vingt-neuf jours pour des boutures stratifiées à 20° et auxquelles un traitement IBA à 5 000 p.p.m. avait été appliqué deux fois par trempage rapide.

TABLEAU 2

Durée de stratification

Pourcentage de boutures racinées (5 répétitions de 20) *et état sanitaire à la sortie de stratification*

Type de bouture	Observation	13 jours	17 jours	21 jours	25 jours	29 jours
Tête	Pourcentage	0	**4**	**63**	57	51
	État	Bon	Bon	Bon	20 % pourries	22 % pourries
Base	Pourcentage	0	**0**	**20**	11	27
	État	Bon	Bon	Bon	1 % pourrie	1 % pourrie

TABLEAU 3

Durée de stratification (5 répétitions de 20 boutures)

Pourcentage de boutures racinées et pourcentage de boutures (racinées ou non racinées) *atteintes de pourriture deux mois après la transplantation*

Nombre de jours de stratification		(13)	(17)	(21)	(25)	(29)
Boutures de tête	racinées	65	85	65	45	15
	pourries	80	35	50	100	85
Boutures de base	racinées	10	35	60	?	30
	pourries	90	90	85	100	25

On trouvera dans le tableau 2 le pourcentage de boutures racinées et l'état sanitaire de l'ensemble des boutures. Il apparaît que l'émission des racines est un phénomène très rapide puisque le nombre de boutures racinées passe de quatre à soixante-trois entre le 17^e^ et 21^e^ jour pour les boutures de tête et de 0 à 20 pour les boutures de base.

On peut noter, d'autre part, qu'aucune pourriture n'est apparue en stratification avant le 25e jour. Il semble donc que c'est après dix-sept jours de stratification que la transplantation devrait intervenir pour conserver aux boutures leurs meilleures chances de survie.

Toutes les boutures saines, racinées ou non, ont été ensuite transplantées et un nouveau contrôle d'enracinement était entrepris environ deux mois plus tard. Le tableau 3 donne le pourcentage de boutures racinées et de boutures atteintes de pourriture à cette date. On voit que la rhizogenèse peut atteindre 85 p. 100 en boutures de tête et 60 p. 100 en boutures de base avec des temps respectifs de stratification de dix-sept et vingt et un jours. Cependant les pourcentages de boutures atteintes de pourriture restent très élevés pour les boutures de base et assez importants pour les boutures de tête.

Température de stratification.

Afin d'étudier l'influence de la température sur l'apparition des pourritures, deux températures de stratification étaient mises en comparaison : 18° et 12°. L'hormone était appliquée à cinq concentrations différentes : 500 et 700 p.p.m. en trempage prolongé ; 2 000, 3 000 et 4 000 p.p.m. en trempage rapide. Le contrôle de l'enracinement avait lieu après dix-sept jours pour les boutures stratifiées à 18° et après quarante-cinq jours pour celles stratifiées à 12°. Le tableau 4 indiquant le pourcentage de boutures racinées montre que la température de 12° est généralement insuffisante pour induire la rhizogenèse, sauf aux faibles concentrations d'hormones où les résultats à 12° sont égaux ou supérieurs à ceux obtenus à 18°.

TABLEAU 4

Durée et température de stratification. 1968-1969
Pourcentage de boutures ayant raciné à 18° et à 12° (6 répétitions de 20 boutures)

Traitement		Bouture de tête		Boutures de base	
		18° 17 jours	12° 45 jours	18° 17 jours	12° 45 jours
Trempage prolongé	IBA 500	8,33	18,33	0	9,16
	IBA 700	0	0	0	0
Trempage rapide	IBA 2 000	3,33	7,50	15,83	7,50
	IBA 3 000	20,83	0	3,33	0
	IBA 4 000	14,17	0	9,17	0

Dans tous les cas le nombre de boutures montrant de la pourriture était aussi important pour les deux températures de stratification. Les boutures traitées à 700 p.p.m. et stratifiées à 18° montraient un noircissement de la base très important.

Adjonction de fongicides.

Afin de retarder l'attaque des micro-organismes responsables de cette pourriture sur les tissus dédifférenciés, on peut envisager l'adjonction de fongicides à la base des

boutures. Cependant il fallait contrôler l'action de ces fongicides sur la rhizogenèse.

Deux essais ont été mis en place à cet effet. Les produits utilisés étaient :

— le thirame (80 p. 100 de disulfure de tétraméthylthiourame) ;

— le captane (50 p. 100 de matière active) ;

— le zirame (sous forme de carbazinc = 90 p. 100 de zirame) ;

— enfin un lot était traité au talc pur.

Toutes ces boutures, ainsi qu'un lot témoin, avaient reçu auparavant une application d'IBA à 5 000 p.p.m. par trempage rapide répété.

Un relevé de l'enracinement et de l'état sanitaire de la base des boutures a été fait trente jours après la mise en stratification. Le tableau 5 donne ces résultats et montre l'action bénéfique des fongicides sur l'état sanitaire.

TABLEAU 5

Désinfection de la base des boutures

Pourcentage de boutures racinées et nombre de racines par bouture racinée

(5 répétitions de 20 boutures)

		Témoin	Captane	Zirame	Thirame	Talc pur
Tête	% de boutures racinées.......	36	35	36	12	5
	Nbre de racines par bouture racinée	2,27	2,94	2,42	2,08	1,80
	État sanitaire ..	12 % pourries	Très saines	Très saines	Saines	100 % pourries
Base	% de boutures racinées.......	43	34	24	1	1
	Nbre de racines par bouture racinée	2,49	3,32	1,50	1,00	1,00
	État sanitaire ..	3 % pourries	Très saines	Très saines	Saines	100 % pourries

En ce qui concerne la rhizogenèse seul le captane ne conduit pas à un nombre sensiblement moins élevé de boutures racinées, et semble même favoriser le nombre total de racines. Le zirome a un effet dépressif marqué uniquement sur les boutures de base. Par contre, l'application du thirame inhibe la rhizogenèse dans des proportions très importantes.

Il faut faire entrer dans ces résultats la part due au fongicide et celle due aux adjuvants car nous avons employé des produits commerciaux.

Enfin on peut remarquer, sans pouvoir l'expliquer, l'action très dépressive du talc pur.

2. *Facteurs intrinsèques.*

Au moment du prélèvement les potentialités de rhizogenèse des boutures sont conditionnées par l'équilibre d'un grand nombre de facteurs : niveau de dormance, migration de réserves, d'auxines, d'inhibiteurs, etc. qu'il est très difficile de faire varier systématiquement. Nous avons voulu saisir quelques-uns de ces équilibres en

choisissant des dates différentes de prélèvement, puis en prélevant des boutures sur des arbres conduits de manière très dissemblable, enfin en prenant sur le rameau deux niveaux pour former la base de la bouture.

Date de prélèvement.

Ces essais ont été poursuivis sur trois saisons et les contrôles étaient effectués après une stratification d'environ trente jours à 18°.

Un premier essai comportant des prélèvements chaque mois du 6 septembre au

TABLEAU 6

Dates de prélèvement. 1967-1968

Pourcentage de boutures racinées et nombre de racines par bouture racinée

(10 répétitions de 20 boutures)

Dates de prélèvement	Boutures de tête — Pourcentage de boutures racinées	Boutures de tête — Nbre de racines par bouture racinée	Boutures de base — Pourcentage de boutures racinées	Boutures de base — Nbre de racines par bouture racinée
11 janvier 1968.........	10,5	2,38	12,5	2,04
22 janvier 1968.........	52,0	4,69	63,0	4,03
31 janvier 1968.........	52,0	3,43	44,0	3,97
9 février 1968.........	34,5	2,38	36,0	2,39
19 février 1968.........	13,5	2,93	26,0	1,65
29 février 1968.........	0	—	1,0	1,50

TABLEAU 7

Dates de prélèvement. 1968-1969

Pourcentage de boutures racinées et nombre de racines par bouture racinée

(4 répétitions de 25 boutures)

Dates de prélèvement	Boutures de tête — Pourcentage de boutures racinées	Boutures de tête — Nbre de racines par bouture racinée	Boutures de base — Pourcentage de boutures racinées	Boutures de base — Nbre de racines par bouture racinée
5 novembre 1968......	3	2,00	25	1,52
15 novembre 1968......	11	1,36	48	2,25
25 novembre 1968......	6	1,33	25	1,52
5 décembre 1968......	1	1,00	7	1,43
16 décembre 1968......	34	1,62	7	1,29
26 décembre 1968......	40	1,50	24	3,16
6 janvier 1969.........	47	1,89	32	2,41
16 janvier 1969.........	25	1,96	36	2,22
27 janvier 1969.........	37	1,76	34	1,44
6 février 1969.........	67	3,01	27	1,74
17 février 1969.........	39	1,79	29	1,93

7 mars a montré que les premières émissions importantes de racines avaient lieu pour le prélèvement du 6 janvier, mais que pour celui du 7 mars le pourcentage de boutures racinées redevenait très faible.

Le second essai comportait des prélèvements tous les dix jours du 11 janvier au 29 février. Le tableau 6 donne les résultats et montre que ce sont les prélèvements du 22 et du 31 janvier qui ont donné les meilleurs enracinements. On observe, d'autre part, une augmentation très nette entre le 11 et le 22 janvier et une chute très rapide entre le 19 et le 29 février.

Lors du prélèvement du 22 janvier nous avons noté que les boutons floraux présents sur les arbres étaient au stade B de FLECKINGER (ligne blanche entre les écailles).

Enfin un dernier essai mettait en comparaison des prélèvements échelonnés tous les dix jours du 5 novembre au 17 février afin de couvrir toute la saison hivernale et de vérifier les opinions contradictoires de HARTMANN (1962) sur *Old Home* et de HOWARD (1965) sur Pommier. Le tableau 7 donne les résultats de cet essai. On remarque dans le nombre de boutures racinées, une fluctuation régulière des résultats, avec un maximum asbolu le 5 février pour les boutures de tête et le 15 novembre pour les boutures de base. On note un autre maximum le 6 janvier pour les boutures de tête (et même un autre beaucoup plus faible le 15 novembre) et le 16 janvier pour les boutures de base.

Là encore on note des différences importantes dans les résultats pour des intervalles de prélèvement de dix jours seulement.

État physiologique des boutures.

TABLEAU 8

État physiologique des boutures. 1968-1969

Pourcentage de boutures racinées et nombre de racines par bouture racinée

(4 répétitions de 25 boutures)

		Arbres rabattus		Arbres non rabattus	
		Pourcentage de boutures racinées	Nbre de racines par bouture racinée	Pourcentage de boutures racinées	Nbre de racines par bouture racinée
Tête	5 nov. 1968 ...	16	1,31	14	1,21
	22 janv. 1969 ...	27	2,07	21	1,95
	6 févr. 1969 ...	25	1,60	25	1,60
	Total Tête	68	1,72	60	1,63
Base	5 nov. 1968 ...	33	3,00	49	4,16
	22 janv. 1969 ..	57	3,75	48	2,35
	6 févr. 1969 ...	23	1,87	28	2,36
	Total Base......	113	3,15	125	3,06
Total général		181	2,61	185	2,60

HIGDON et WESTWOOD ont montré l'influence sur l'enracinement de la variété *Old Home* de facteurs comme le diamètre de la bouture, l'état juvénile de la pousse, etc. Afin de vérifier l'importance de l'origine de la bouture sur la rhizogenèse, nous avons prélevé en 1968-1969 des boutures provenant d'arbres ayant un passé bien différent :

1. Arbres adultes, ayant porté une récolte en 1967 et en 1968. Les boutures étaient en général de faible diamètre, très bien lignifiées et pourvues assez souvent d'un certain nombre de boutons floraux.

2. Arbres adultes ayant porté une récolte de 1967 puis ayant été rabattus à hauteur du tronc au printemps 1968. Les boutures sont donc prélevées sur des rameaux ayant poussé très rapidement et assez mal lignifiés, surtout en tête.

Trois prélèvement eurent lieu le 5 novembre, le 22 janvier et le 6 février.

Après trente jours de stratification on a compté le nombre de boutures racinées et le nombre de racines (tabl. 8).

L'état physiologique de la bouture n'a pas influencé de manière sensible la rhizogenèse. Les différences observées ne sont pas significatives. On peut remarquer, par ailleurs, que les résultats pour les boutures de base ont été nettement supérieurs, pour les deux premiers prélèvements, à ceux des boutures de tête. Ils sont, par contre, très voisins pour le prélèvement du 6 février. Ceci confirme ce qui avait été déjà observé pour les prélèvements de novembre dans l'essai précédent (tabl. 7).

Rang de l'œil situé au-dessus de la coupe.

Le bourgeon de Poirier à l'état de repos hivernal contient neuf à onze ébauches foliaires. Lors du débourrement le bourgeon s'allonge et forme les neuf ou dix entre-nœuds de la base du rameau. Les entre-nœuds situés au-dessus proviennent, par contre, de l'activité de l'apex après le débourrement. Il se peut donc qu'à ce niveau les conditions physiologiques soient différentes et plus ou moins propices à la rhizogenèse.

ASSAF trouvait ainsi chez *Beurré Clairgeau* une plus grande émission de racines pour les boutures ayant à leur base les yeux 9, 10 ou 11.

Cet essai comprenait donc deux types de boutures :

1. L'œil au-dessus de la coupe est situé à la base du rameau, le plus près possible du bois de l'année précédente.

2. L'œil au-dessus de la coupe est le 9e œil situé sur le rameau en comptant à partir de la base.

Le prélèvement eut lieu le 8 février 1968. A signaler qu'aucune bouture ne conservait l'œil terminal du rameau. Nous avons trouvé 69 p. 100 de boutures racinées parmi celles ayant l'œil de base n° 1 et 44 p. 100 parmi celles ayant l'œil de base n° 9, le nombre de racines par bouture étant respectivement de 4,70 et 2,63.

Ces chiffres sont significativement différents. Ce sont les boutures comprenant l'œil de base des rameaux qui ont donné les meilleurs enracinements, contrairement à ce qui avait été observé par ASSAF.

III. — DISCUSSION

Cette série d'essais ne nous a pas permis de mettre au point une méthode assurant une survie satisfaisante en pépinière des boutures ligneuses. Or, d'un point de vue pratique, il ne servirait à rien d'augmenter la rhizogenèse s'il n'était pas possible d'assurer un pourcentage suffisant de survie aux boutures racinées. Quelques essais préliminaires, sans dispositif expérimental précis, nous ont montré la difficulté de cette survie même en partant de boutures racinées paraissant très saines au sortir de la stratification. Seuls quelques exemplaires plantés dans du terreau, en serre, ont montré ensuite une belle végétation.

C'est surtout sur ce point qu'une nouvelle expérimentation devrait être entreprise.



FIG. 3. — *Boutures de base. 30 jours de stratification*

Par contre, nous avons obtenu des résultats positifs en ce qui concerne l'émission de racines (fig. 3 et 4) ainsi que des renseignements utiles sur quelques facteurs qui conditionnent la rhizogenèse : substrat de stratification, mode d'application et concentration de l'hormone, date de prélèvement, emplacement de l'œil de base. Toutefois, l'interaction de ces différents facteurs n'a pas été complètement contrôlée. L'ensemble de ce travail ne constitue donc qu'une approche, une mise au point de méthodes et pourrait servir de point de départ pour des études plus détaillées qu'il faudrait entreprendre dans des conditions matérielles mieux contrôlées.

Les conditions de stratification notamment, lorsque celle-ci est réalisée à l'extérieur, sont très difficiles à reproduire d'une date de prélèvement à une autre ou d'une année à l'autre. Les bâches étant chauffées par résistances électriques, il existe certainement au pied des boutures des gradients importants de température ; de plus les conditions extérieures d'environnement sont différentes d'une époque à l'autre et on ignore la part qu'elles prennent dans les résultats observés.

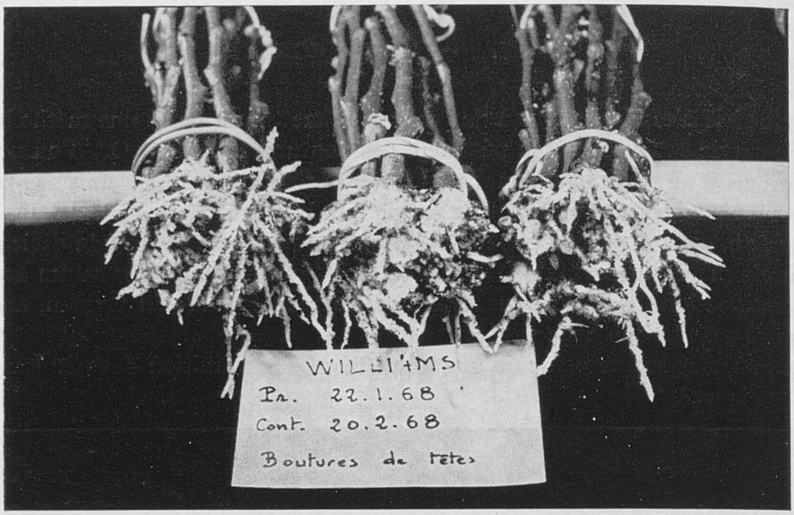


FIG. 4. — *Boutures de tête. 30 jours de stratification*

Substrat de stratification

En ce qui concerne le substrat de stratification, on peut souligner l'importance d'un milieu très sain ne retenant pas une humidité excessive.

Mode d'application de l'hormone

Le mode d'application du traitement hormonal et la concentration à employer représentent des facteurs d'une très grande importance. Nos essais se sont limités à l'IBA car cette hormone nous avait donné les meilleurs résultats en bouturage herbacé mais on ne peut rejeter *a priori* d'autres substances. Nous avons vu tout d'abord l'influence favorable d'un trempage renouvelé quinze ou vingt minutes après leur première application. Il serait intéressant de comparer ces deux méthodes à différentes concentrations et de pouvoir expliquer (peut-être à l'aide d'éléments marqués) la différence d'action.

Nous avons observé que, contrairement à ce que ASSAF (1966) avait montré avec la variété de Poirier *Beurré Clairgeau*, l'application apicale d'auxine sur boutures ligneuses de *Williams* conduit à une rhizogenèse pratiquement nulle.

Ce même essai montre que le trempage prolongé dans une solution à 500 p.p.m. ou un trempage rapide dans une solution à 3 000 p.p.m. conduit à 62 p. 100 de boutures de base racinées. En boutures de tête les meilleurs résultats ont été obtenus avec un trempage rapide à 5 000 ou 3 000 p.p.m. avec 58 et 55 p. 100 de boutures racinées. Par contre, les poudrages à 10 000 p.p.m. qui nous avaient donné d'excellents résultats en bouturage herbacé semblent d'une efficacité réduite en bouturage ligneux. On peut penser que, sur une bouture ligneuse, la pénétration de l'auxine ne s'effectue que par la coupe de la base et non par l'épiderme comme l'un d'entre nous, HERMANN (1968), l'a montré sur les boutures herbacées. Ceci expliquerait les différences de résultat entre les deux types de boutures.

Durée et température de stratification

L'ensemble de ces essais a montré une très grande sensibilité des tissus dédifférenciés aux micro-organismes responsables de pourritures. On peut sans doute mettre en cause, en partie, la phytotoxicité de l'hormone utilisée à des concentrations élevées, mais on peut aussi penser que cette sensibilité est fonction de la durée et de la température de stratification. C'est pourquoi nous avons fait varier ces deux facteurs.

L'essai sur la durée de stratification a montré que la sortie des racines avait eu lieu, à 20°, entre le 17e et le 21e jour. On pouvait donc penser qu'après un traitement à 5 000 p.p.m. d'IBA une grosse majorité d'ébauches radiculaires était formée au 17e jour et que la température élevée n'était plus alors indispensable au succès du bouturage. Or, au 29 mai les pourcentages de pourriture étaient aussi importants sur les boutures provenant de stratification pendant 45 jours à 12° que sur celles provenant de stratification pendant 17 jours à 18°. Seules les boutures de tête traitées à 2 000 p.p.m. et stratifiées à 18° présentaient un état sanitaire un peu moins mauvais (57 p. 100 de pourriture). Ces résultats sont en accord partiel avec ceux de HOWARD (1968) sur Pommier : les dégâts augmentent avec la concentration d'IBA et avec l'augmentation de la température mais aussi lorsque les conditions ne sont pas favorables à un développement rapide du cal et des racines. Le Poirier doit être une espèce très sensible au traitement auxinique puisque HOWARD a montré également que c'est le traitement auxinique et non l'alcool qui prédispose à la pourriture.

Adjonction de fongicides

L'adjonction de certains fongicides après le traitement auxinique diminue la pourriture de la base sans bloquer la rhizogenèse. Les boutures n'ont pas été plantées puisque les racines ont été récoltées pour le comptage : on ne connaît donc pas l'influence de ces traitements sur la survie et d'autres essais seraient à envisager pour éclaircir ce point. L'action favorable du captane avait déjà été mise en valeur par DOESBURG (1962). Le traitement fongicide pourrait d'ailleurs être appliqué également après la stratification, au moment de la plantation et sur la partie de la bouture destinée à devenir le collet.

Enfin on pourrait faire varier la concentration de la matière active d'une manière systématique comme l'a fait DAMAVANDY (1970) sur Pêcher × Amandier. Nous nous sommes limités aux fortes concentrations car nous recherchions uniquement l'effet « fongicide » sans vouloir analyser l'effet « rhizogène ».

L'étude des autres facteurs : date de prélèvement, état physiologique des boutures et position de l'œil de base n'était entreprise que dans le but d'améliorer la rhizogenèse, l'ablation des racines pour le comptage ne permettant pas une plantation.

Date de prélèvement

Les prélèvements échelonnés tous les dix jours du 5 novembre au 17 février ont montré un rythme d'émission de racines qui est sans doute en rapport avec la formation et la migration d'auxines ou d'inhibiteurs endogènes (fig. 5 et 6). Les courbes passent par un premier maximum au 15 novembre. Un second maximum est enregistré dans la première quinzaine de janvier puis l'enracinement des boutures de base

reste stationnaire alors que celui des boutures de tête passe par un nouveau maximum au 6 février. Ces résultats concordent avec ceux de FADL et HARTMANN (1967) qui, avec *Williams* et sous le climat de la Californie, trouvent un maximum au 15 décembre. Par contre, ils ne sont pas en accord avec ceux de FIORINO (1967) qui avec *Williams* trouve le meilleur enracinement en octobre par rapport à décembre et janvier, ni avec ceux de HARTMANN *et al.* (1962) qui avec *Old Home* trouvent une courbe décroissante entre le 26 octobre et le 20 janvier. Cette contradiction peut trouver peut-être une explication dans la différence des conditions climatiques des lieux d'expérience. Par contre, nos résultats sont semblables à ceux de HOWARD (1965) sur Pommier. De même nous retrouvons le même rythme d'émission de racines que DAMAVANDY sur Amandier × Pêcher.

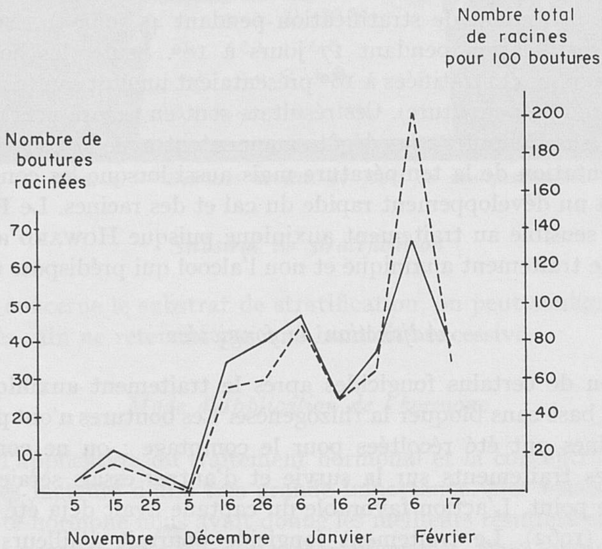


FIG. 5. — *Variation de l'enracinement en fonction de la date de prélèvement. Boutures de tête*

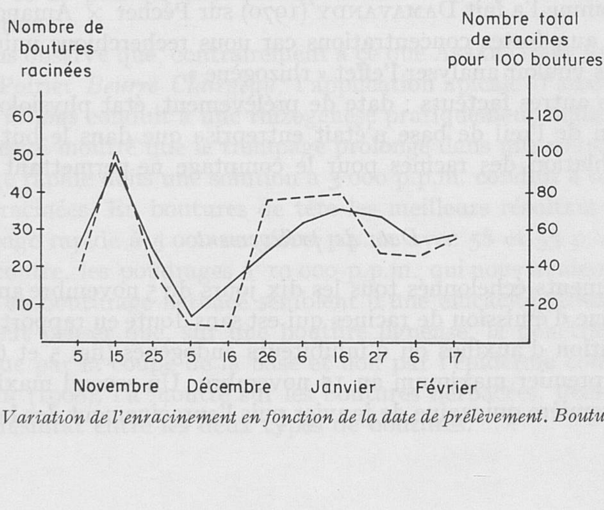


FIG. 6. — *Variation de l'enracinement en fonction de la date de prélèvement. Boutures de base*

Il faut remarquer que les essais sur l'époque de prélèvement sont très difficiles à mener à l'extérieur. En effet, les conditions climatiques qui règnent pendant la période de forçage peuvent être très différentes entre les divers traitements et leur effet se cumule à celui que l'on veut étudier. Il semble toutefois constant que pour les boutures de tête de la variété *Williams* on passe par un optimum qui peut varier suivant les années entre le 20 janvier et le 10 février. Par contre, les boutures de base présentent une meilleure rhizogenèse en novembre. Ceci traduit certainement des différences physiologiques importantes relatives en particulier au niveau de dormance.

État physiologique

L'essai qui comparait l'état physiologique de boutures prélevées sur des arbres adultes rabattus ou non rabattus n'a pas montré de différences entre les deux origines. On ne peut évidemment pas identifier des arbres rabattus l'année précédente à une haie productrice de boutures ; ceci explique peut-être que nous n'ayons pas retrouvé les différences notées par GARNER (1955) sur Pommier entre la provenance « haie » et la provenance « plants de pépinière ».

Rang de l'œil

Les résultats de l'essai sur le rang de l'œil situé à la base de la bouture sont en contradiction avec ceux trouvés par ASSAF sur *Beurré Clairgeau.* En effet c'est l'œil de « rang 1 » qui nous a donné les résultats supérieurs à l'œil de « rang 9 ». Cet essai mériterait d'être repris en testant les yeux voisins de rang 8 ou 10 car une erreur sur le compte est très facile étant donné l'entassement des yeux de la base. On peut d'ailleurs noter que GOODCHILD (1969) travaillant sur *Camellia sinensis* avait trouvé que le nombre de boutures racinées et le poids des racines n'étaient pas affectés par l'origine du nœud.

IV. — CONCLUSION

L'ensemble de ces essais a permis de préciser quelques facteurs ayant une influence favorable sur la rhizogenèse de boutures ligneuses de la variété *Williams.* D'autres travaux seraient à poursuivre pour préciser et tirer parti d'une interaction éventuelle de ces différents facteurs. L'étude notamment de la variation du rythme de la rhizogenèse tout au long de la saison hivernale permettrait de mieux comprendre les translocations d'auxines et d'inhibiteurs en relation avec la dormance.

Un matériel plus perfectionné permettrait de mieux contrôler la température et l'hygrométrie maintenues à la base des boutures pendant la stratification ; mais nous retrouvons alors des contraintes d'équipement aussi importantes que pour le bouturage herbacé sous brouillard. Il faudrait encore prouver que ces contrôles amélioreraient les résultats. Pour l'instant, l'utilisation pratique du bouturage ligneux du Poirier ne peut pas être envisagée.

Reçu pour publication en juin 1971.

SUMMARY

ROOTING OF HARDWOOD CUTTINGS OF « BARTLETT » PEAR

A detailed study of the rooting factors of hardwood cuttings of the *Bartlett* pear, vas conducted in the Fruit Breeding Station in Angers during several years. It was hoped to obtain more precise informations concerning the rooting medium, the supply of artificial auxin, the length and the temperature of stratification, the supply of fungicides at the basis of cuttings, the time of taking cuttings on the tree and the physiological statement of the shoot, at last the order of the bud at the basis of the cutting.

Results have shown that a rooting medium with good aeration and good drainage, as pure sand induce the highest rooting percentage. The best results were obtained with supply of IBA, 5 000 p.p.m., in a quick dipping, *two times*. But in all the trials, survival of rooted cuttings is very short after transplantation, whatever the length and the temperature of stratification. Captan keep health the basis of cutting during stratification.

When cuttings are taken at different times on the trees from 5th of november to 17th of february a variation of rooting percentage appears with three maxima for top cuttings and only two maxima for basal cuttings.

Because of root disorder, vegetative propagation of *Pyrus communis* varieties by hardwood cuttings, can not yet be used by nurserymen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Assaf R., 1966. Étude sur la croissance des rameaux de diverses espèces fruitières. Thèse Docteur Ingénieur, Toulouse, n° 112. *Ann. Éc. nation. sup. agron.*, Toulouse, 12, 2, 103 p.

Chaudhri M. K., 1966. *Étude de quelques facteurs sur la rhizogenèse chez les boutures ligneuses de plusieurs espèces du genre* Prunus. Thèse Univ. Bordeaux, Faculté des Sciences, 116 pages.

Damavandy Kozakonane H., 1970. *Amélioration des méthodes de production de plants hybrides entre les espèces Pêcher et Amandier.* Thèse Univ. Bordeaux, Faculté des Sciences, n° 135, 201 pages.

Doesburg J., 1962. Use of fongicides with vegetative propagation. *XVIe Intern. Hort. Congr.*, vol. 4., pp. 365-371.

Fadl M. S., Hartmann H. T., 1967. Relationship between seasonal changes in endogenous promoters and inhibitors in pear buds and cutting bases and the rooting of pear hardwood cuttings. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **91**, pp. 96-112.

Garner R. J., Hatcher E. S. J., 1955. The interplay of factors influencing rooting behaviour of shoot cuttings. *XIV Intern. Hort. Congress Report*, vol. **1**, pp. 204-214.

Goodchild N, A., 1969. The effect of node origin on the development of cuttings of the tea plant (*Camellia sinensis* L. O. KUNTZE). *J. hort. Sci.*, **44**, n° 1, pp. 111-115.

Hartmann H. T., 1958. Rooting pear, plum rootstocks. *Calif. Agric.*, **12** (10), p. 4.

Hartmann H. T., Griggs W. H., Hansen C. J., 1960. *Old home* pear rootstock propagated by hardwood cuttings. *Calif. Agric.*, **14** (10), pp. 9-10.

Hartmann H. T., Griggs W. H., Hansen C. J., 1962. Pear decline research. Methods of propagating own-rooted *Old home* and *Bartlett* to produce trees resistant to decline. *Calif. Agric.*, **16** (10), pp. 2-3.

Hartmann H. T., Griggs W. H., Hansen C. J., 1963. Progagation of own rooted *Old home* and *Bartlett* pears to produce trees resistant to pear decline. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.* **82**, pp. 92-102.

Hermann L., 1968. Bouturage herbacé chez *Pyrus communis* (variété *Williams*) après traitement à l'acide indole butyrique. Étude comparative de deux voies de pénétration de l'hormone. *Ann. Amélior. Plantes*, vol. **18**, n° 4, pp. 447-454.

Higdon R. J., Westwood M. N., 1963. Some factors affecting the rooting of hardwood pear cuttings. *Proc. amer. Soc. hort. Sci.*, **83**, pp. 193-198.

Howard B. H., Garner R. J., 1964. High temperature storage of hardwood cuttings and an aid to improved establishment in the nursery. *Ann. Rep. East Malling Res. Stat.*, pp. 83-87.

Howard B. H., 1965. Increase during winter in capacity for root regeneration in detached shoots of fruit tree rootstocks. *Nature*, **208**, n° 5013, 912-913.

Howard B. H., 1968. The influence of 4 (indolyl-3) butyric acid and basal temperature on the rooting of apple rootstock hardwood cuttings. *J. hort. Sci.*, **43**, 23-31.

JULLIARD B., 1964. Influence de l'acide indolyl- acétique sur l'enracinement des boutures de *Vitis berlandieri* (PLANCH). *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. **259**, 3356-3359, groupe II.

JULLIARD B., 1965. Influence de la vitamine K_5 sur la prolifération et la rhizogenèse des boutures de Vigne (*Vitis vinifera* L.). *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. **260**, 6970-6973.

LAPINS K., 1961. *Old home* propagation, 1961. *West Fruit. Gr.*, **15** (5), 28.

THIBAULT B., HERMANN L., 1966. Essai de bouturage herbacé de la variété *Williams* (*Pyrus communis* L.) *Ann. Amélior. Plantes*, **16** (3), 273-298.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (4), 445-463.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'INCOMPATIBILITÉ AU GREFFAGE DES COMBINAISONS POIRIER-COGNASSIER

I. — ÉTUDE DU PROCESSUS D'UNION SUR DU MATÉRIEL HERBACÉ

C. BRIAN et M. DURON

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches I. N. R. A.,
49 - Angers

RÉSUMÉ

Dans le cas du Poirier greffé sur Cognassier, l'union du porte-greffe avec certaines variétés très largement répandues en France, comme *Williams, Duc de Bordeaux, Guyot, Packham's Triumph*, etc., présente une faiblesse mécanique qui se traduit en verger par la cassure de nombreux arbres lorsque ceux-ci ne sont pas tuteurés ou palissés. L'examen de la zone de contact montre alors un défaut de lignification et une désorganisation du cambium. Cette mauvaise affinité entre certains génotypes doit être prise en considération dans les programmes de sélection.

Après une brève revue des connaissances récentes sur l'affinité au greffage dans le cas des unions Poirier-Cognassier, on rapporte des expériences sur le développement des processus d'union sur du matériel herbacé, entre variétés de Poirier compatibles (*Passe-Crassane*) ou incompatibles (*Duc de Bordeaux*) et un cognassier de Provence.

Ces combinaisons ont été comparées à des autogreffes de Poirier (variété *Williams*) ou de Cognassier. La différenciation d'un cambium continu dans le cal de cicatrisation est la principale caractéristique des unions compatibles. Des conclusions sur le degré de compatibilité entre deux génotypes peuvent être établies, avec ce matériel herbacé, dans un délai de trois à quatre semaines après le greffage.

Mots clés : *Cognassier, incompatibilité au greffage, Poirier.*

INTRODUCTION

Comme la presque totalité des espèces fruitières ligneuses, le Poirier est multiplié exclusivement par greffage. Deux catégories de porte-greffes sont couramment utilisées : le semis de *Pyrus communis* ou franc, et le cognassier, *Cydonia oblonga*, obtenu par marcottage ou bouturage.

La greffe des variétés sur semis de Poirier ne pose aucun problème de compatibilité. Il s'agit d'une association entre génotypes de la même espèce, et les cas de mauvaise soudure sont très généralement imputables à une infection latente de la variété par des viroses auxquelles le jeune semis qui fournit le système racinaire est particulièrement sensible. Malheureusement, le franc confère à la variété une vigueur considérable, mal adaptée aux méthodes de conduite modernes du verger qui demandent des arbres de faible développement, à entrée en production précoce, à renouvellement relativement rapide et plantés à forte densité.

Aussi le porte-greffe le plus utilisé est-il actuellement le cognassier, qui confère aux variétés de poirier une vigueur beaucoup plus réduite et une entrée en production plus précoce que le franc. Cependant l'association poirier-cognassier est une greffe intergénérique, et les cas d'incompatibilité sont fréquents suivant le génotype de l'un ou l'autre des partenaires. Il est ainsi à peu près impossible de conduire en forme libre des variétés économiquement importantes comme *Williams* ou *Duc de Bordeaux* lorsqu'elles sont greffées sur cognassier : l'incompatibilité se traduit par une faiblesse mécanique de l'union qui entraîne la cassure brutale de nombreux arbres, le plus souvent sous leur propre poids. L'examen de la zone de contact montre alors un défaut de lignification et une désorganisation des cambiums, les deux partenaires étant réunis par un cal indifférencié sans continuité vasculaire.

La probabilité de trouver dans l'espèce *Pyrus communis* un porte-greffe conférant une faible vigueur est actuellement difficile à évaluer et les recherches en cours sur ce sujet ne donneront des résultats qu'à longue échéance. Il est donc nécessaire de considérer ces problèmes d'incompatibilité au greffage avec la plus grande attention au cours de la réalisation des programmes de sélection de porte-greffes cognassiers et même de variétés de poirier. C'est pourquoi ce travail a été entrepris dans le but d'une part de mettre au point un critère de sélection des porte-greffes ou des variétés facilement utilisable, d'autre part de contribuer à la connaissance du phénomène lui-même.

I. — CONNAISSANCES ACTUELLES SUR L'AFFINITÉ AU GREFFAGE

Les travaux de J. Herrero (1951), B. Mosse et J. Herrero (1951), B. Mosse et Scaramuzzi (1956) ont montré que, d'un point de vue anatomique, le processus d'union débute de la même façon que la combinaison soit compatible ou non. Les cellules lésées par le greffage brunissent et meurent. Vingt-quatre heures plus tard débute l'activité méristématique qui assure la formation du cal de cicatrisation. Les cals du sujet et du greffon finissent par se rejoindre, mais restent délimités par une ligne brune constituée par des débris de cellules mortes. Deux à trois semaines après le greffage commence dans le cal la différenciation de trachéides et la résorption graduelle de la ligne de démarcation, après que se soit établie la continuité cambiale. A ce stade, la seule indication de l'incompatibilité éventuelle semble être une disparition moins rapide de la ligne de démarcation entre les deux cals (Thiel, 1954).

Après l'établissement initial de la continuité vasculaire, qui peut durer de un à dix ans, l'incompatibilité entre le greffon et le porte-greffe se manifeste par une désorganisation du cambium localisée au point d'union. La brèche ainsi formée se remplit,

par prolifération des rayons médullaires, d'un tissu qui ne se lignifie pas normalement. Le processus continuant, les cambiums du sujet et du greffon s'étendent latéralement et éventuellement prennent une position horizontale de chaque côté de la brèche dans le cylindre vasculaire. La croissance des tissus corticaux des deux symbiotes provoque l'élargissement de la brèche, qui est bientôt accompagné par l'apparition d'une ligne de séparation brune entre les partenaires. Cette ligne de nécrose entraîne ensuite la cassure de la combinaison au niveau du point d'union (fig. 1).

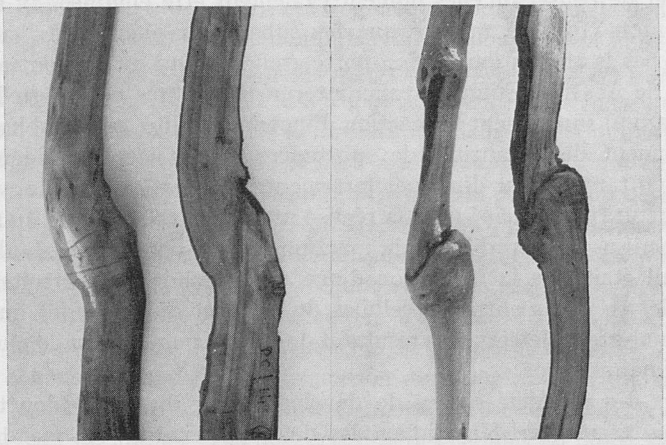


FIG. 1. — *Unions Poirier-Cognassier âgées de trois ans*
à gauche : *Combinaison compatible* Passe-Crassane/*Cognassier de Provence*
à droite : *Combinaison incompatible* Épine du Mas/*Cognassier de Provence*

Ce processus d'union suggère que les phénomènes conduisant à la nécrose puis à la rupture de la combinaison greffon-porte-greffe ne sont pas d'ordre simplement anatomique, comme le pensaient primitivement certains auteurs (DANIEL, par exemple), mais beaucoup plus vraisemblablement d'ordre biochimique.

Les travaux de A. GUR, en Israël, sont orientés dans cet esprit. Cet auteur attribue la réaction d'incompatibilité à une hydrolyse de la prunasine, glucoside cyanogénétique caractéristique du cognassier, par la β-glucosidase du poirier (A. GUR, 1957). La prunasine est transportée jusqu'au voisinage du point d'union où sa décomposition libère de l'acide cyanhydrique qui tue les cellules cambiales, provoquant ainsi des discontinuités vasculaires. Le processus enzymatique de décomposition est accéléré par une température élevée, ce qui explique à la fois l'intensité particulièrement forte des réactions d'incompatibilité dans les régions à climat chaud (Israël, Espagne), et l'irrégularité du phénomène suivant la saison ou l'année. Les variétés de Poirier diffèrent quant à leur aptitude à décomposer la prunasine en raison de différences dans leur teneur en substances inhibitrices de l'activité de la β-glucosidase (A. GUR, 1957), ou de différences dans leur teneur en arbutine (1 hydroquinone-β-glucoside), qui au contraire active l'activité de la β-glucosidase (A. GUR, R. M. SAMISH, E. LIFSHITZ, 1968). L'acide cyanhydrique libéré perturbe le fonctionnement du cambium au point d'union et empêche localement la formation du phloème et du xylème.

Cette interprétation des réactions d'incompatibilité permet cependant difficilement d'expliquer l'existence d'un processus initial d'union commun à toutes les combinaisons. F. SCARAMUZZI (1968), en réalisant *in vitro* des greffes de tissus cambiaux entre poirier et cognassier de compatibilité différente, a montré qu'il y avait toujours formation d'un cal de jonction dans lequel se différencient normalement des faisceaux libéro-ligneux. Il semblerait donc que les substances nécrosantes qui, suivant GUR, s'accumulent dans le cambium et le phloème sont en quantité suffisamment faible pour pouvoir être éliminées dans les conditions de culture *in vitro*, ce qui permet de penser qu'elles doivent également être éliminées *in vivo*. D'autre part, FRIEDRICH (1958) a montré que les substances phénoliques spécifiques ne franchissent pas la séparation greffon-porte-greffe, ce qui est en contradiction avec les résultats de A. GUR. Enfin, certains intermédiaires très petits (greffe suivant la méthode GARNER) suppriment la réaction d'incompatibilité, ce qui oblige à supposer qu'ils contiennent des quantités de substances inhibitrices non identifiées suffisamment importantes pour diminuer fortement la libération d'acide cyanhydrique.

G. BUCHLOH (1958, 1960, 1962) a réalisé une étude très précise, au niveau cellulaire, des processus responsables de la jonction greffon-porte-greffe. L'idée directrice de son travail était que la formation d'une union solide était étroitement conditionnée par les relations entre les cellules du sujet et du scion dès que le contact était réalisé, une greffe défectueuse résultant de l'inhibition d'un ou de plusieurs de ces processus primaires.

Au cours des premiers stades de développement du cal de jonction, qui est formé par des tissus méristématiques des deux partenaires, les membranes cellulaires sont constituées de fibres de cellulose, et il ne peut être mis en évidence aucune différence en rapport avec la compatibilité des associés. Lorsque les deux cals se rejoignent, leur union est assurée par une lamelle moyenne commune faite de matières pectiques. Des fibres cellulosiques provenant des cellules des deux cals traversent parfois cette lamelle moyenne et assurent aussi la cohésion de l'ensemble. Une membrane cellulaire secondaire se développe ensuite par le dépôt de deux ou trois couches distinctes de cellulose et d'hémi-cellulose. Là s'arrête la différenciation histochimique primaire des cellules du cal, maintenant unique.

Ensuite se déroule une différenciation histochimique secondaire, au cours de laquelle les substances pectiques de la lamelle moyenne sont détruites pour être remplacées progressivement par de la lignine, ce qui provoque la disparition de tous les contenus cellulaires sauf dans le parenchyme ligneux. Les deuxième et troisième couches de la membrane cellulaire secondaire restent non lignifiées.

Lorsque la combinaison greffon-porte-greffe est compatible, il n'y a là encore aucune différence dans la lignification entre les cellules de l'union et celles qui sont plus éloignées. Au contraire, lorsque la combinaison est incompatible, le processus de lignification est modifié dans les deux ou trois couches de cellules de part et d'autre de l'union : après la décomposition du matériel pectique de la lamelle moyenne, la lignification ne se produit pas, de sorte que les cellules restent soit libres, soit simplement réunies par quelques fibres cellulosiques. De plus, les cellules jouxtant la zone d'union ainsi que leurs membranes présentent très souvent une coloration brune qui, dans le cas de combinaisons compatibles, disparaît au cours de la différenciation secondaire de la membrane cellulaire. Dans le cas des combinaisons incompatibles, la pigmentation demeure pour former finalement un précipité brun foncé.

Les modalités d'apparition de cette pigmentation brune ont pu être précisées par G. BUCHLOH (1962). Les cellules méristématiques produisent une β-glucosidase nécessaire à la dégradation des précurseurs de la lignine. L'hydrolyse de certains glucosides, et en particulier de l'arbutine du Poirier, par cette enzyme libère un aglycone dont l'oxydation immédiate par l'air ou par des oxydases cellulaires provoque la formation d'un précipité brun essentiellement constitué d'hydroquinone et de ses dérivés oxydés. Cette réaction a pu être obtenue *in vitro* à partir d'arbutine synthétique et d'une β-glucosidase extraite du Poirier. L'observation au microscope électronique de cals de greffes entre Poirier et Cognassier a montré que la lignification des membranes cellulaires était fortement inhibée au voisinage de la ligne d'union peu après la formation du précipité brun. Il est vraisemblable que les produits de dégradation de l'hydroquinone inhibent l'activité de la polyphénoloxydase qui assure la polymérisation oxydative conduisant à la formation de la lignine (BUCHLOH, 1960). *In vitro*, l'adjonction d'extrait cambial de Poirier compatible à des cals ayant subi un début de formation du précipité brun a provoqué la disparition du précipité et la reprise de la lignification (BUCHLOH, 1962). Donc on peut considérer que les processus qui assurent la lignification des membranes cellulaires sont les principaux responsables de la solidité de la greffe ; les réactions qui empêchent la lignification et l'établissement d'une lamelle moyenne entre les cellules d'origine différente conduisent à des unions défectueuses. L'hydrolyse de l'arbutine du Poirier par une β-glucosidase du cognassier conduit à la formation du pigment brun qui n'est pas éliminé dans les combinaisons incompatibles, provoquant ainsi l'inhibition de la lignification au niveau de l'union et la dégénération des cellules du phloème (BUCHLOH, 1958-1962).

Le rapprochement des trois séries de travaux cités, aspect anatomique avec B. MOSSÉ et ses collaborateurs, aspect exclusivement biochimique avec A. GUR et aspect histochimique avec G. BUCHLOH, fait apparaître deux points communs importants. D'une part il existe un processus initial d'union identique quelle que soit la compatibilité des génotypes associés, d'autre part les glucosides précurseurs de la lignine, ainsi que l'enzyme qui les hydrolyse, jouent un rôle prépondérant dans la formation de la ligne de séparation brune qui marque le début de la réaction d'incompatibilité.

Après une phase de réparation des traumatismes provoqués par le greffage, qui correspond à la formation du cal, les deux composants de la greffe réagissent l'un contre l'autre, et plus ou moins violemment, d'une manière assez analogue à ce qui est observé avec les réactions d'hypersensibilité lors de l'infection d'un tissu végétal. L'agent infectieux provoque alors dans les cellules voisines du point d'agression des modifications du métabolisme qui conduisent à leur mort. Dans le cas d'une combinaison de greffe incompatible, ce sont les substances permettant la résorption du précipité brun qui ne sont plus synthétisées, ce qui entraîne d'abord l'absence de lignification, puis la mort des cellules de l'union, donc, en quelque sorte, le rejet du génotype étranger.

L'influence des phytohormones endogènes sur les réactions d'incompatibilité a été très peu étudiée jusqu'à ce jour, mais elle ne devrait pourtant pas être négligée. En effet, on sait que des modifications importantes des différents équilibres hormonaux accompagnent généralement l'infection d'un organe par une bactérie ou un champignon.

Au niveau des phénomènes de cicatrisation après la greffe, la formation du cal est provoquée par les phytohormones qui induisent la multiplication cellulaire. Ensuite l'installation d'un cambium continu, et surtout son fonctionnement, sont étroitement conditionnés par l'équilibre entre auxine et acide gibbérellique (P. F. WAREING, 1958). En effet, sur des cultures de tissus d'un certain nombre d'espèces ligneuses (*Populus robusta, Vitis vinifera, Robinia pseudoacacia*), l'association d'une forte concentration d'IAA à une faible concentration de GA_3 active le cambium et provoque une importante formation de xylème ; inversement, l'association d'une faible concentration d'IAA avec une forte concentration de GA_3 entraîne une forte prolifération de phloème bien différencié ; enfin l'application d'IAA stimule l'activité cambiale et la formation du seul xylème, alors que celle de GA_3 laisse subsister l'activité mitotique du cambium, mais inhibe toute différenciation (J. DIGBY et P. F. WAREING, 1966).

Les phytohormones interviennent également dans les processus de lignification (S. M. SIEGEL, 1962). L'IAA augmente la formation de peroxydase et donc le pouvoir oxydant général de la cellule. La peroxydase formée, non spécifique, favorise la formation de la lignine et l'oxydation de nombreux composés cellulaires, ce qui conduit à la disparition du cytoplasme des cellules entièrement lignifiées. Comme activateur de la croissance et antioxydant, l'IAA exerce un effet régulateur sur ces réactions et peut même inhiber temporairement la lignification. Cependant le pouvoir oxydant de la peroxydase est tel que cette enzyme arrive à détruire l'IAA, d'où un retour à des processus de lignification et de disparition du cytoplasme très rapides.

Enfin l'infection par une maladie à virus de l'un ou des deux partenaires greffés peut interférer avec les manifestations d'incompatibilité. (B. MOSSE, 1962 ; WILLIAMS et CAMPBELL, 1957 ; COX, 1959; etc.). Dans certains cas, les plus simples à distinguer, la sensibilité particulièrement grande de l'un des associés à la virose infectant l'autre provoque son dépérissement très rapide avec des symptômes au point d'union tout à fait semblables à une réaction d'incompatibilité typique. Dans d'autres cas, des phénomènes de dégénérescence provoquées par les virus viennent se superposer aux manifestations de l'incompatibilité, ce qui empêche d'attribuer à l'une et à l'autre cause des altérations caractéristiques. Ces interactions se comprennent assez facilement quant on sait qu'un certain nombre de virus modifient le métabolisme des précurseurs de certaines hormones, et plus particulièrement de l'auxine (M. MARTIN, 1964).

Les connaissances qui viennent d'être discutées ne permettent pas encore d'avoir une vue synthétique très claire des phénomènes d'incompatibilité entre le Poirier et le Cognassier. Il a donc paru nécessaire d'entreprendre des recherches complémentaires orientées vers la mise au point d'un critère de sélection applicable aux porte-greffes ou aux variétés.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODE

Depuis les travaux de R. J. GARNER (1948), J. HERRERO (1951), B. MOSSE (1958-1962), K. LAPINS (1959) on sait que l'examen microscopique de la structure anatomique de l'union entre le porte-greffe et le greffon fournit de bonnes indications sur leur compatibilité. J. HERRERO (1951) a trouvé que la manifestation la plus intéressante était la fréquence des ruptures de la continuité cambiale.

La méthode traditionnelle pour observer la compatibilité consiste à réaliser le greffage, à placer ensuite les jeunes arbres en pépinière pendant deux ou trois ans, enfin à examiner à ce moment la structure anatomique de l'union. Cette façon d'opérer se prête mal à des études histologiques précises et ne permet pas de disposer facilement d'une grande quantité de matériel. Aussi a-t-il paru intéressant de chercher à travailler sur de jeunes pousses herbacées, dont la morphologie permet d'exécuter facilement la greffe et dont le développement est très rapide.

Deux variétés de Poirier de compatibilité très différente avec le cognassier, *Passe-Crassane* (compatible) et *Épine du Mas* [1] (incompatible) ont été utilisées comme greffons sur un des clones de cognassier de Provence étudiés à la Station d'Angers, le C. 89-4. Une troisième variété de Poirier, *Williams*, qui est particulièrement facile à bouturer a servi à réaliser des autogreffes témoins *Williams/Williams*. Les deux clones utilisés comme porte-greffe, le Poirier *Williams* et le cognassier C. 89-4, ont été multipliés par bouturage herbacé sous brouillard artificiel suivant la méthode mise au point par B. THIBAULT et L. HERMANN (1966).

L'état sanitaire du matériel végétal avait été contrôlé par indexage. Le clone de cognassier C. 89-4 et les souches utilisées des deux variétés de Poirier *Williams* et *Passe-Crassane* n'avaient donné aucune réaction sur la gamme d'indicateurs actuellement connue et pouvaient donc être considérés comme indemnes de viroses. Par contre *Épine du Mas* était infectée par des virus latents.

Le greffage est pratiqué en fente (fig. 2), lorsque le porte-greffe est suffisamment bien raciné. Le point d'union est enduit de lanoline pour éviter son dessèchement, puis la cohésion des deux éléments est maintenue par un morceau de crêpe de caoutchouc auto-adhésif, qui n'empêche pas la croissance diamétrale. Les sujets greffés sont conservés sous brouillard artificiel jusqu'à ce que les points de greffe soient prélevés pour l'observation microscopique.

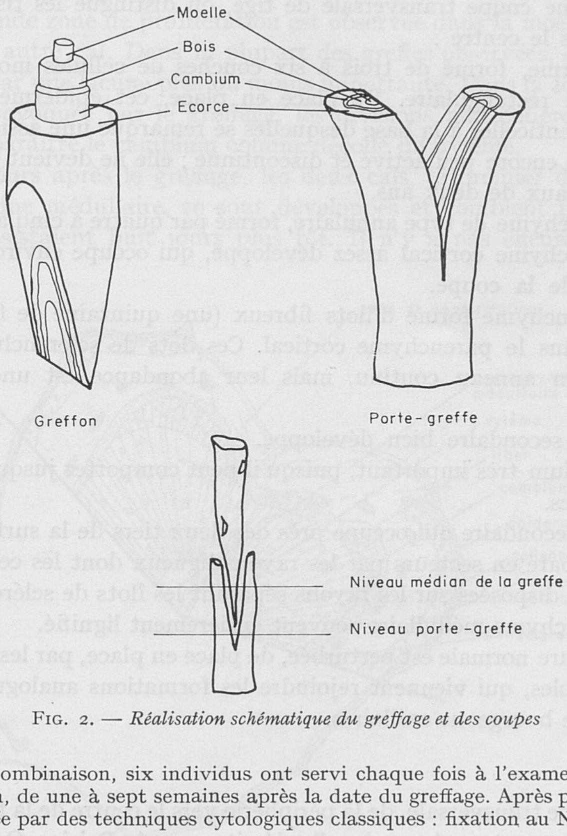


FIG. 2. — *Réalisation schématique du greffage et des coupes*

Pour chaque combinaison, six individus ont servi chaque fois à l'examen périodique de la structure de l'union, de une à sept semaines après la date du greffage. Après prélèvement, la zone d'union a été traitée par des techniques cytologiques classiques : fixation au Navashine, inclusion

[1] Synonyme de *Duc de Bordeaux*

dans la paraffine, réalisation de coupes transversales en série au microtome, puis coloration au rouge de ruthénium et bleu de méthyle. Les observations intéressantes ont été effectuées à deux niveaux : entre les lèvres du porte-greffe au-dessous de la base du greffon et dans la région médiane de la greffe (fig. 2).

Le déroulement des réactions d'association dans le cas de combinaisons compatibles et incompatibles a été étudié sur les associations suivantes :

— autogreffes : Poirier *Williams*/Poirier *Williams*
— Cognassier 89-4/Cognassier 89-4
— hétérogreffes : — Poirier *Passe-Crassane*/C. 89-4 : combinaison compatible
— Poirier *Épine du Mas*/C. 89-4 : combinaison incompatible.

III. — RÉSULTATS

1. — *Structure histologique normale de la tige de Poirier et de Cognassier*

a) *Poirier.*

Les jeunes boutures utilisées comme porte-greffe ou comme greffon sont constituées de pousses de l'année encore herbacées.

Donc, sur une coupe transversale de tige, on distingue les tissus suivants, de la périphérie vers le centre :

— un épiderme, formé de trois à six couches de cellules mortes, subérifiées, de forme rectangulaire. De place en place, cet épiderme est interrompu par des lenticelles à la base desquelles se remarque une assise subéro-phellodermique encore peu active et discontinue ; elle ne devient continue que sur des rameaux de deux ans.
— un collenchyme de type annulaire, formé par quatre à cinq assises de cellules.
— un parenchyme cortical assez développé, qui occupe environ le quart de la surface de la coupe.
— un sclérenchyme formé d'îlots fibreux (une quinzaine de fibres en général) placés dans le parenchyme cortical. Ces îlots de sclérenchyme ne forment jamais un anneau continu, mais leur abondance est une caractéristique variétale.
— un liber secondaire bien développé.
— un cambium très important, puisqu'il peut comporter jusqu'à douze rangées de cellules.
— un bois secondaire qui occupe près des deux tiers de la surface de la coupe. Il est séparé en secteurs par les rayons ligneux dont les cellules sont généralement disposées sur les rayons séparant les îlots de sclérenchyme.
— un parenchyme médullaire souvent entièrement lignifié.

Cette structure normale est perturbée, de place en place, par les faisceaux libéroligneux des pétioles, qui viennent rejoindre les formations analogues de la tige, et par l'insertion de bourgeons axillaires.

b) *Cognassier.*

Sur une coupe transversale, de la périphérie vers le centre de la tige, la succession des différents tissus est analogue à celle décrite pour le Poirier. On note cependant un certain nombre de différences dans l'aspect ou le développement relatif des tissus :

— les lenticelles sont particulièrement abondantes
— collenchyme, parenchyme cortical et liber secondaire occupent une place beaucoup plus réduite (deux dixièmes de la surface de la coupe environ).
— les fibres de sclérenchyme sont disposées en îlots moins nombreux, mais plus importants (trente à quarante fibres).
— le bois secondaire est le tissu le plus abondant : il occupe de sept à huit dixièmes de la surface de la coupe.
— le parenchyme médullaire, entièrement lignifié, est très réduit.

Comme dans le cas du Poirier, les départs de faisceaux pétiolaires et les bourgeons axillaires modifient cette structure normale de la tige. Toutefois, les bourgeons axillaires paraissent moins fréquents que sur les tiges de Poirier.

2. — *Combinaisons compatibles : autogreffes Poirier-Poirier*

1. *Au niveau du porte-greffe.*

Huit jours après le greffage, les cellules du parenchyme cortical, du liber et du cambium se sont divisées activement pour former un cal non lignifié. Ce cal est particulièrement bien développé en face des cambiums des deux lèvres du porte-greffe. Une seconde zone de prolifération est observée dans la moelle et conduit à la formation d'un autre cal. Dans la plupart des greffes observées, ces deux cals sont encore séparés par une lacune plus ou moins importante. Dans la zone correspondant à la blessure provoquée par le greffage, les divisions particulièrement actives des cellules font apparaître le cambium comme décollé du xylème.

Quatorze jours après le greffage, les deux cals, le premier d'origine corticale, le second d'origine médullaire, se sont développés et comblent presque toutes les lacunes qui subsistaient huit jours plus tôt. Il n'y a pas encore de lignification,

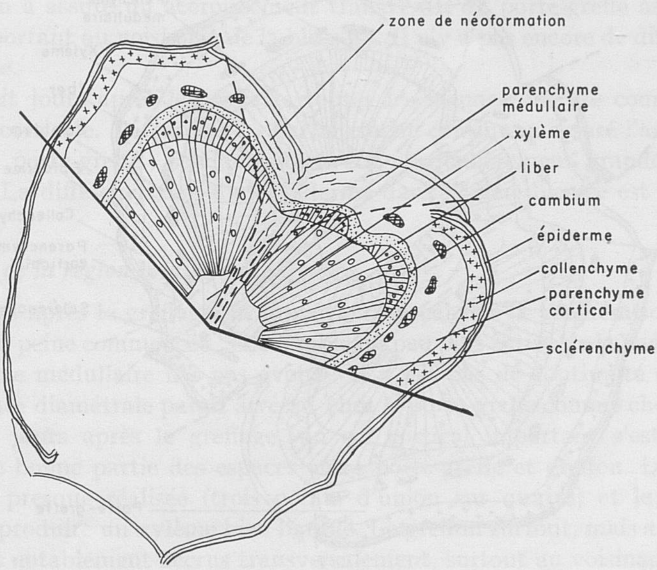


FIG. 3. — *Autogreffe Poirier/Poirier* (14 jours), *niveau porte-greffe*

mais la continuité cambiale est rétablie dans la moitié des greffes observées. L'activité du cambium est toujours particulièrement grande au voisinage de la blessure, ce qui provoque une irrégularité de la croissance diamétrale de la tige. Dans la zone corticale blessée commence à se différencier une assise épidermique, formée de deux assises de cellules rectangulaires situées à deux ou trois couches de cellules au-dessous de la surface de coupe (fig. 3).

Vingt-cinq jours après la greffe, on ne peut distinguer qu'un seul cal, qui déborde souvent à l'extérieur des deux moitiés du porte-greffe. La continuité cambiale est parfaite, et on observe une différenciation importante de xylème dans la zone cicatricielle. La structure de la tige du porte-greffe est donc redevenue à peu près normale : seuls manquent encore, dans la zone cicatricielle, les tissus de soutien corticaux, collenchyme et sclérenchyme. Cependant l'accroissement diamétral reste beaucoup plus important dans les régions voisines de l'union.

2. *Au niveau de la région médiane de la greffe.*

Huit jours après la greffe, les cellules du parenchyme cortical, du liber et du cambium d'une part, de la moelle d'autre part, se multiplient pour former deux cals. La prolifération des cellules corticales est moins active chez le greffon que chez le porte-greffe. Par contre, lorsque l'effilement pratiqué sur le greffon a atteint la moelle, le parenchyme médullaire du greffon se multiplie plus activement que celui du porte-greffe. L'activité cambiale est perceptible seulement au voisinage de la blessure chez les deux composants de la greffe. Il n'y a pas encore de différenciation épidermique.

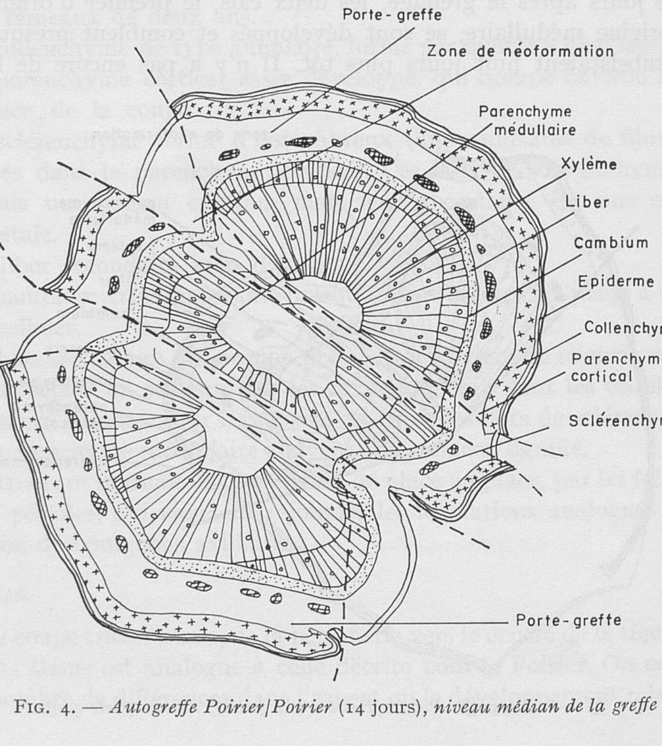


FIG. 4. — *Autogreffe Poirier/Poirier* (14 jours), *niveau médian de la greffe*

Quatorze jours après la greffe, toutes les lacunes subsistant entre le greffon et le porte-greffe ont été comblées essentiellement par la prolifération active du cal d'origine corticale. La différenciation du cambium dans le cal est assez avancée et la continuité cambiale presque réalisée. Les divisions très actives du cambium au voisinage de la blessure ont provoqué un accroissement diamétral très sensible dans les zones correspondantes, surtout dans le cas du greffon, où l'on observe d'importantes néoformations de xylème. Un épiderme bien différencié (deux couches de cellules) isole les débris cellulaires résultant du greffage et les deux ou trois premières couches de cellules des tissus en activité (fig. 4).

Vingt-cinq jours après la greffe, la continuité cambiale est parfaite, bien que l'on observe de nombreuses sinuosités du cambium et des modifications de l'orientation du plan de division de ses cellules. Les deux composants de la greffe sont en contact étroit par le cambium, par le parenchyme cortical et par le parenchyme médullaire. L'accroissement important des éléments secondaires à la fois chez le porte-greffe et chez le greffon, ainsi que la lignification progressive du cal, consolident l'union en attendant qu'une continuité vasculaire parfaite soit établie.

3. — *Combinaisons compatibles : autogreffes Cognassier-Cognassier.*

1. *Au niveau du porte-greffe.*

Cinq jours après la greffe, un cal s'est formé à partir des proliférations de cellules de parenchyme cortical, du cambium et du liber. Le parenchyme médullaire n'a pas proliféré et il subsiste une lacune importante entre les lèvres du porte-greffe. L'activité du cambium est faible, même au voisinage de la blessure.

Dix-sept jours après le greffage, le cal, d'origine exclusivement corticale, a comblé environ la moitié de l'espace existant entre les deux parties du porte-greffe. Le parenchyme médullaire n'a toujours pas évolué. La continuité cambiale est établie, et le cambium a assuré un accroissement transversal du porte-greffe assez modéré, mais plus important au voisinage de la blessure. Il n'y a pas encore de différenciation d'un épiderme.

Vingt-huit jours après le greffage, toutes les lacunes ont été comblées par le cal d'origine corticale. Le cambium, parfaitement continu, a assuré l'accroissement diamétral du porte-greffe ; son activité a été particulièrement grande près de la zone blessée. La différenciation d'un épiderme dans la zone blessée est presque terminée.

2. *Au niveau de la région médiane de la greffe.*

Cinq jours après le greffage, la formation du cal par la prolifération des tissus corticaux est à peine commencée ; elle semble un peu plus active de la part du greffon. Le parenchyme médullaire n'a pas évolué. Il n'y a pas de continuité cambiale, et toute croissance diamétrale paraît arrêtée, chez le porte-greffe comme chez le greffon.

Dix-sept jours après le greffage, un cal cortical important s'est développé, comblant une bonne partie des espaces entre porte-greffe et greffon. La continuité cambiale est presque réalisée (trois points d'union sur quatre) et le cambium a commencé à produire un xylème bien lignifié. Le greffon surtout, mais aussi le porte-greffe, se sont notablement accrus transversalement, surtout au voisinage de la zone blessée. On observe un début de différenciation d'un épiderme.

Vingt-huit jours après la greffe, il subsiste encore quelques lacunes. Le greffon et le porte-greffe sont réunis par un cal très important qui commence à se lignifier. La continuité cambiale est parfaite. Un épiderme s'est différencié dans la zone blessée, et l'on observe même un début de formation de fibres de sclérenchyme. L'accroissement transversal du greffon depuis le greffage est beaucoup plus important que celui du porte-greffe.

En comparant les processus de cicatrisation chez le Poirier et le Cognassier, on constate qu'ils se déroulent un peu plus lentement chez ce dernier pendant les vingt premiers jours après le greffage. Ensuite, au contraire, la différenciation de nouveaux tissus est plus rapide chez le Cognassier. Il faut également signaler que chez le Poirier, le cal de cicatrisation a une double origine, corticale et médullaire, alors qu'elle est uniquement corticale chez le Cognassier.

4. — *Combinaison compatible : poirier* Passe-Crassane *sur Cognassier C. 89-4*

Dans la pratique arboricole, la compatibilité entre la variété de Poirier *Passe-Crassane* et les différents types de Cognassier est considérée comme excellente : il n'y a jamais de nécrose au point d'union. Cependant, l'observation, après section transversale, des greffes effectuées sur du matériel herbacé a montré que l'association des deux partenaires s'effectuait d'une manière qui différait sensiblement de celle qui a été rapportée à propos des autogreffes.

1. *Au niveau du porte-greffe.*

Cinq jours après le greffage, il n'y a encore aucune prolifération cellulaire. L'association est donc extrêmement précaire à ce stade.

Dix-sept jours après le greffage, un cal assez important a été formé par la prolifération des cellules du parenchyme cortical, du liber, du cambium, et de quelques rayons ligneux qui se sont dédifférenciés. Des lacunes subsistent. La continuité cambiale n'est pas encore réalisée, cependant l'activité du cambium a assuré une certaine croissance transversale du porte-greffe surtout sensible près de la zone blessée. Un épiderme commence à se différencier dans les tissus sectionnés lors du greffage.

Vingt-huit jours après le greffage, il subsiste des espaces non encore comblés par le cal de cicatrisation. La continuité cambiale n'est pas encore réalisée (un point de jonction sur deux seulement), cependant un début de lignification a lieu dans le cal. L'épiderme est reconstitué dans la zone blessée et commence à se subérifier.

Quarante-deux jours après le greffage, certaines combinaisons présentent encore une lacune non comblée par le cal. Le cambium est parfaitement continu, et la différenciation du xylème a commencé dans la zone d'union. L'accroissement radial est important, surtout près de la blessure. L'épiderme est complètement reconstitué, subérifié, et un collenchyme s'est différencié au-dessous : la structure normale de la tige du porte-greffe est donc rétablie, à l'exception des fibres de sclérenchyme.

2. *Au niveau de la région médiane de la greffe.*

Cinq jours après le greffage, il n'y a encore aucune ébauche de formation du cal, et donc aucun accolement entre greffon et porte-greffe.

Dix-sept jours après le greffage, il subsiste encore des lacunes importantes entre le greffon et le porte-greffe. Le cal est formé surtout par la prolifération du greffon : parenchyme cortical, liber, rayons ligneux et parenchyme médullaire y participent activement ; le porte-greffe a proliféré beaucoup plus modérément, et seulement par ses tissus corticaux et son cambium. La continuité cambiale commence à s'établir (deux points de jonction sur quatre, en général) et l'accroissement transversal est important, surtout près des zones d'union. Un épiderme commence à se différencier dans les régions blessées par la greffe. Il est à noter que l'accroissement radial du greffon est beaucoup plus important que celui du porte-greffe.

Vingt-huit jours après le greffage, le cal, formé essentiellement par le greffon, a proliféré et ne laisse subsister que des lacunes réduites. La continuité cambiale est réalisée dans presque toutes les unions examinées. Le cambium a d'ailleurs déjà permis la différenciation dans le cal d'un xylème dont l'orientation des vaisseaux est quelque peu perturbée, mais qui assure une bonne liaison entre greffon et porte-greffe. La différenciation d'un épiderme dans les parties blessées est presque terminée (fig. 5).

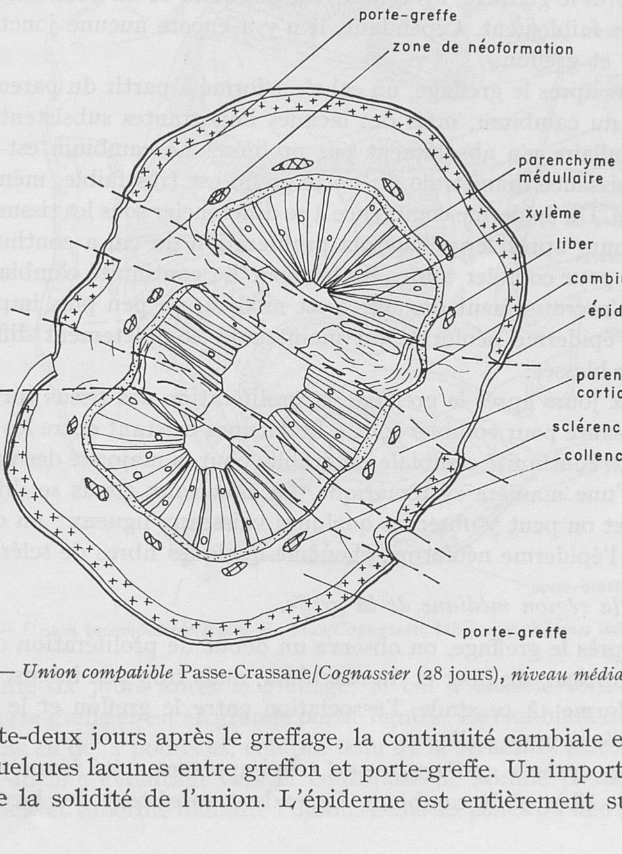


Fig. 5. — *Union compatible* Passe-Crassane/*Cognassier* (28 jours), *niveau médian de la greffe*

Quarante-deux jours après le greffage, la continuité cambiale est parfaite, mais il subsiste quelques lacunes entre greffon et porte-greffe. Un important xylème néoformé assure la solidité de l'union. L'épiderme est entièrement subérifié dans les

parties blessées et il apparaît une zone presque continue de collenchyme. L'accroissement radial du greffon reste encore très supérieur à celui du porte-greffe.

La combinaison compatible Passe Crassane-*C. 89-4 se comporte donc à peu près comme on pouvait le prévoir à partir des résultats fournis par les autogreffes de Poirier et de Cognassier. La prolifération du cal de cicatrisation est lente, semblable à ce qui a été observé chez le cognassier. L'accroissement diamétral, très actif chez le greffon de Poirier à partir du vingt-huitième jour, semble être plus lent chez le porte-greffe que lorsqu'il porte un greffon de cognassier. Cependant la continuité cambiale finit par s'établir et l'on ne peut déceler ensuite aucun symptôme évident d'incompatibilité.*

5. — *Combinaison incompatible :* *Poirier* Épine du Mas *sur Cognassier C. 89-4*

La variété de Poirier *Épine du Mas* est considérée comme très incompatible avec le cognassier. En culture, les nécroses qui se développent au niveau du point de greffe conduisent très rapidement (en deux ou trois ans) à la cassure de l'arbre s'il est conduit en forme libre. La figure 1, qui représente une union âgée de trois ans, montre d'ailleurs bien la gravité des manifestations de l'incompatibilité.

1. *Au niveau du porte-greffe.*

Cinq jours après le greffage, les cellules du cambium et du liber ont seules commencé à proliférer faiblement. Cependant, il n'y a encore aucune jonction efficace entre porte-greffe et greffon.

Dix-sept jours après le greffage, un cal s'est formé à partir du parenchyme cortical, du liber et du cambium, mais des lacunes importantes subsistent encore. Le parenchyme médullaire n'a absolument pas proliféré. Le cambium est encore discontinu et la croissance diamétrale du porte-greffe est très faible, même au voisinage de la blessure. Un épiderme commence à se différencier sous les tissus blessés.

Vingt-huit jours après le greffage, la prolifération du cal a continué mais n'a pas été suffisante pour combler toutes les lacunes. La continuité cambiale n'est pas encore réalisée. L'accroissement diamétral est modéré, un peu plus important près de la blessure. L'épiderme néoformé est maintenant complètement différencié audessous de la zone blessée.

Cinquante-six jours après le greffage, la prolifération des tissus corticaux n'est pas toujours suffisante pour combler toutes les lacunes existant entre les deux lèvres du porte-greffe. La continuité cambiale est établie pour la majorité des unions observées, mais pas d'une manière systématique. De nouveaux tissus se différencient : le cal se lignifie, et on peut y observer quelques vaisseaux ligneux ; un collenchyme prend place sous l'épiderme néoformé, et même quelques fibres de sclérenchyme.

2. *Au niveau de la région médiane de la greffe.*

Cinq jours après le greffage, on observe un début de prolifération des cellules du parenchyme cortical, du liber et du cambium, mais trop peu intense pour qu'un véritable cal se forme. A ce stade, l'association entre le greffon et le porte-greffe doit être considérée comme nulle.

Dix-sept jours après le greffage, un cal très important a été formé par le parenchyme cortical, le liber et le cambium. Cependant subsistent des lacunes dans la

région médullaire du porte-greffe. En effet, le parenchyme médullaire ne prolifère pas. La discontinuité cambiale est totale. Le cambium du greffon s'est développé dans le cal, mais son orientation est telle qu'il tend à entourer le xylème de greffon. L'accroissement diamétral est plus intense près des zones blessées et plus important chez le greffon. Un épiderme commence à se différencier sous les tissus blessés.

Vingt-huit jours après le greffage, le cal a continué sa prolifération. Cependant, dans toutes les unions observées, il subsiste des lacunes importantes entre greffon et porte-greffe. Le cambium n'est pas continu. Généralement, sur les quatre jonctions cambiales nécessaires pour assurer la continuité, une seule, ou plus rarement deux sont réalisées. Où la jonction n'est pas réalisée, le cambium du porte-greffe s'est développé de façon désordonnée dans le cal, alors que celui du greffon, entourant le xylème, tend à reconstituer une tige normale de poirier isolée des autres tissus. La zone blessée est délimitée par un épiderme néoformé à peu près continu. L'accroissement transversal du greffon est encore beaucoup plus important que celui du porte-greffe (fig. 6).

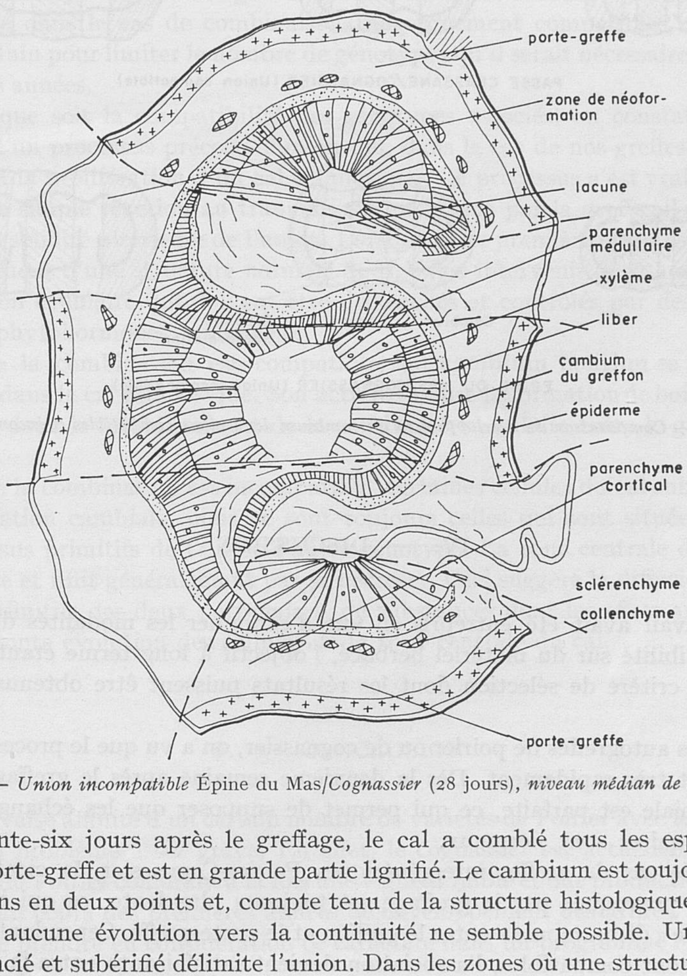


FIG. 6. — *Union incompatible* Épine du Mas/*Cognassier* (28 jours), *niveau médian de la greffe*

Cinquante-six jours après le greffage, le cal a comblé tous les espaces entre greffon et porte-greffe et est en grande partie lignifié. Le cambium est toujours discontinu au moins en deux points et, compte tenu de la structure histologique de l'union à ce stade, aucune évolution vers la continuité ne semble possible. Un épiderme bien différencié et subérifié délimite l'union. Dans les zones où une structure normale

existe, cet épiderme recouvre un collenchyme néoformé. Quelques îlots de sclérenchyme à faible nombre de fibres (deux à six) commencent à apparaître à l'emplacement de la zone de blessure primitive.

La comparaison des unions Poirier-Cognassier compatibles et incompatibles fait apparaître des différences importantes. Au niveau du porte-greffe, seule une vitesse de développement du cal un peu plus lente traduit l'incompatibilité. Par contre, au niveau de la région médiane de l'union, la discontinuité cambiale entraîne des perturbations anatomiques telles que toute association devient impossible dès le vingt-huitième jour après le greffage dans le cas de la combinaison incompatible Épine du Mas-C. 89-4. (fig. 7).

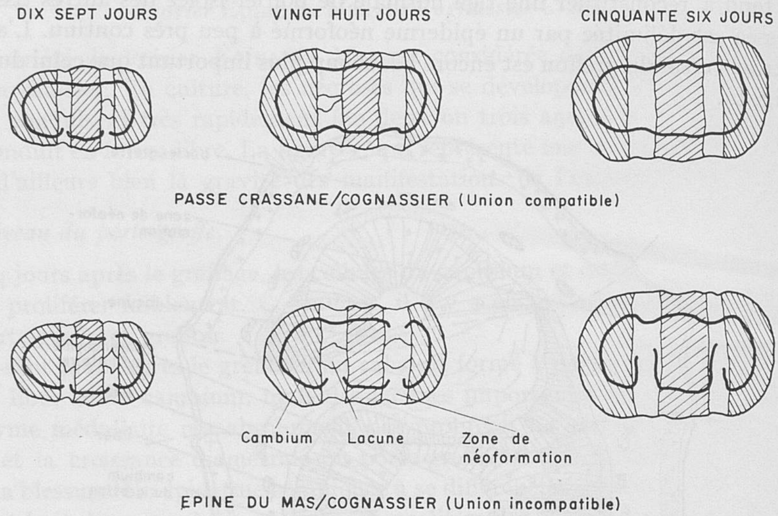


FIG. 7. — *Comparaison du développement du cambium des unions compatibles et incompatibles*

IV. — DISCUSSION

Ce travail avait été entrepris en vue d'examiner les modalités des réactions d'incompatibilité sur du matériel herbacé, l'objectif à long terme étant la mise au point d'un critère de sélection dont les résultats puissent être obtenus en peu de temps.

Sur des autogreffes de poirier ou de cognassier, on a vu que le processus d'union se déroulait très rapidement. Dès la deuxième semaine après le greffage, la continuité cambiale est parfaite, ce qui permet de supposer que les échanges entre les deux partenaires sont normaux.

Dans le cas de greffes intergénériques Poirier-Cognassier, la cicatrisation de la blessure provoquée par le greffage est toujours plus lente, ce qui indique déjà une certaine « disharmonie » entre le greffon et le porte-greffe. Cependant, si les deux génotypes sont compatibles, l'association devient satisfaisante entre la troisième et

la quatrième semaine après la réalisation de la greffe (cas de *Passe Crassane* greffée sur C. 89-4). La continuité cambiale est alors réalisée et la combinaison évolue normalement.

Par contre, si les deux génotypes sont incompatibles, on observe bien la formation d'un cal de blessure reliant les deux partenaires, mais, ensuite, les cambiums ne se rejoignent pas (cas d'*Épine du Mas* greffée sur C. 89-4). Le cambium du greffon et celui du porte-greffe semblent se repousser dans le cal, et ils évoluent de telle sorte que chacun tend à isoler les tissus correspondant à son génotype. Ce comportement est très net à partir de la troisième semaine après le greffage, et sans ambiguïté dès la quatrième.

D'un point de vue pratique, il est donc possible d'apprécier la compatibilité d'une combinaison, au moins dans les cas extrêmes, dans un délai de deux mois (en comptant le temps nécessaire à l'obtention de boutures bien racinées pour effectuer le greffage). Les méthodes traditionnelles d'observation de la compatibilité en pépinière ne permettent pas de porter un tel jugement avant deux ou trois ans. Donc, même si l'étude cytologique des greffes réalisée au stade herbacé se montrait moins convaincante dans le cas de combinaisons moyennement compatibles, son intérêt resterait certain pour limiter le nombre de génotypes qu'il serait nécessaire d'observer sur plusieurs années.

Quelle que soit la compatibilité des génotypes associés, on constate toujours l'existence d'un processus précoce d'union qui, dans le cas de nos greffes herbacées, correspond à la prolifération d'un cal cellulosique. Ce processus n'est vraisemblablement qu'une simple réaction au traumatisme provoqué par la greffe ; il ne présume en rien de la solidité ultérieure de l'union. Lorsque cette première étape est terminée, le rétablissement d'une structure normale de tige fait intervenir des phénomènes de différenciation cellulaire qui doivent être déclenchés et contrôlés par des équilibres entre les phytohormones endogènes.

Lorsque la combinaison est compatible, un cambium continu se différencie rapidement dans le cal cellulosique. Son activité assure la formation de bois et de liber secondaires, donc le rétablissement de la continuité vasculaire entre le greffon et le porte-greffe.

Lorsque la combinaison est incompatible, certaines cellules du cal subissent bien la différenciation cambiale, mais ce sont toujours celles qui sont situées au voisinage des tissus primitifs de l'un ou l'autre génotype. La zone centrale du cal reste indifférenciée et finit généralement par se nécroser. Ceci suggère la diffusion, à partir des tissus primitifs des deux partenaires, de substances dont les effets antagonistes empêchent toute évolution des cellules de la zone centrale du cal.

V. — CONCLUSION

La mauvaise affinité d'un certain nombre de variétés de Poirier avec le cognassier constitue un problème assez grave. En effet, le cognassier est actuellement le seul porte-greffe du Poirier conférant à la fois une vigueur faible et une production cumulée importante au cours des premières années de développement des arbres. Il est donc nécessaire de prendre en considération ce caractère dans un programme de sélection.

L'observation des greffes réalisées sur du matériel herbacé peut fournir une méthode d'appréciation de la compatibilité permettant de juger de nouveaux génotypes plus rapidement que la réalisation traditionnelle des combinaisons, suivie de leur mise en pépinière et de l'examen histologique des unions au plus tôt 6 mois après le greffage. Il sera toutefois nécessaire de vérifier son champ d'application avec une gamme variétale plus étendue.

Le déroulement des processus d'union en fonction du degré de compatibilité entre les deux partenaires suggère que le phénomène essentiel est l'installation du cambium dans le cal de blessure. Il s'agit là d'une véritable différenciation histologique qui doit être contrôlée par des équilibres hormonaux. Cet aspect des relations de compatibilité entre porte-greffe et greffon semble avoir été jusqu'à maintenant assez négligé. Il paraît souhaitable de l'approfondir afin d'acquérir une meilleure connaissance du déterminisme d'un phénomène qui reste encore mal connu.

Reçu pour publication en juin 1971.

SUMMARY

STUDY OF THE PEAR-QUINCE-GRAFT INCOMPATIBILITY
I. — NORMAL PROCESS OF UNION WITH HERBACEOUS MATERIAL

Recent work on pear — quince graft incompatibility is briefly reviewed. Grafting has been made at an herbaceous stage between compatible (*Passe-Crassane*) or incompatible (*Duc de Bordeaux*) pear varieties and *Provence* quince.

These unions have been compared with grafts pear-pear (*Williams*) or quince-quince. Histological observations showed very early symptoms of graft-incompatibility. Differenciation of the cambium in the callus is the main characteristic of union compatibility. Conclusions on the graft-compatibility of the two genotypes can be drawn from twenty to thirty days after grafting.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BUCHLOH G., 1960. The lignification in Stock-Scion Junctions and its relation to compatibility *Phenolics in Plants in Health and Disease*, pp. 67-71. ed. Pridham J. B. Pergamon Press. Oxford G. B.

BUCHLOH G., 1962. Zur Physiologie der Unverträglichreit von Birnen/Quitten Veredlungen. Advances in Horticultural Science and their Applications. *Proceedings of the XV th. International Horticultural Congress-Nice 1958, pp. 28-32 Pergamon Press, Oxford-G.B.*

BUCHLOH G., 1962. Union formation and disturbances at the union as an expression of the degree of compatibility in grafts of pear varieties on *Cydonia oblonga*. *Beitr. Biol. Pfl.*, **37**, 183-240.

DIGBY J., WAREING F., 1966. The effect of applied growth hormones on cambial division and the differentiation of the cambial derivatives. *Ann. Bot.*, N. S., **30**, (119), 539-548.

FRIEDRICH H., 1958. Untersuchungen über die phenolischen Inhaltsstoffe von *Pyrus communis*. III. Der Einfluss von Pfropfungen auf den Arbutin Gehalt der Blätter von Reiss und Unterlage. (Investigations on the phenolic constituents of *Pyrus communis*. III. The influence of grafting on the arbutin content of leaves of scion and stock.) *Pharmazie*, **13**, pp. 54-56.

GARNER R. J., 1948. The nursery behaviour of the *William's Bon Chrétien* pear when worked upon a wide range of quince rootstocks. *Annu. Rep. East Malling Res. Stat., 1947*, 65-70.

GUR A., 1957. The compatibility of the pear with quince rootstocks. *Spec. Bull. Israel Minist. Agric. Res. Stat.*, **10**, 108.

GUR A., SAMISH R. M., LIFSHITZ E., 1968. The role of the cyanogenic glycoside of the quince in the incompatibility between pear cultivars and quince rootstocks. *Hort. Res.*, **8**, (2), 113-134.

HERRERO J., 1951. Studies of compatible and incompatible graft combinaisons with special reference to hardy fruit trees. *J. hort. Sci.*, **26**, (3), 186-237.

LAPINS K., 1959. Some symptoms of stock-scion incompatibility of apricot varieties on peach seedling rootstock. *Canad. J. Plant Sci.*, **39**, 194-203.

MOSSE B., HERRERO J., 1951. Studies on incompatibility between some pear and quince graft. *J. hort. Sci.*, **26**, 238-245.

MOSSE B., SCARAMUZZI F., 1956. Observations on the nature and development of structural defects in the unions between pear and quince. *J. hort. Sci.*, **31**, 47-54.

MOSSE B., 1958. Further observations on growth and union structure of double grafted pear on quince *J. hort. Sci.*, **33**, 186-193.

MOSSE B., 1962. *Graft incompatibility in fruit trees.* Technical Communication nº 28, Commonwealth Agricultural Bureaux, East Malling, Maidstone, G. B., 36 p.

SCARAMUZZI F., 1968. Observations sur les greffes de tissus cambiaux de Cognassier et de Poirier cultivés *in vitro.* *C. R. Acad. Sci.* Paris, **227**, Ser. D, 601-604.

SIEGEL J. M., 1962. *The plant cell wall.* Pergamon Press, Oxford, G. B., 123 p.

THIBAULT B., HERMANN L., 1966. Essais de bouturage herbacé de la variété *Williams* (*Pyrus communis* L.). *Ann. Amélior. Plantes*, **16**, (3), 273-298.

THIEL K., 1954. Untersuchungen zur Frage der Unverträglichkeit bei Birnenedelsorten auf Quitte A. (*Cydonia* EMA). *Gartenbauwissenschaft*, **1**, (19), 127-159.

WAREING P. F., 1958. Interaction between IAA and GA in cambial activity. *Nature*, **181**, 1744-1745.

WAREING P. F., 1958. The physiology of cambial activity. *J. Inst. Wood Sci.*, **1**, 34-32.

WILLIAMS R. R., CAMPBELL A. I., 1956-57. Rosetting and incompatibility of pears on quince A. Progress Report I. *Annu. Rep. Long Ashton agric. hort. Res. Stat.*, 51-56.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (4), 465-484.

ÉTUDE DE LA TENEUR EN MORPHINE CHEZ L'ŒILLETTE (*PAPAVER SOMNIFERUM* L.)

J. MORICE et Jacqueline LOUARN

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78 - Versailles

RÉSUMÉ

Une variabilité importante de la teneur en morphine des capsules mûres a été constatée dans une collection d'environ 200 variétés d'œillette et de pavot à opium. Les études génétiques portant sur des lignées issues de populations et les générations successives de divers croisements montrent que, malgré une variation assez forte provoquée par les facteurs climatiques, l'héritabilité de la teneur en morphine est suffisante pour permettre une sélection efficace entre lignées. Il n'apparaît pas d'hétérosis pour ce caractère pour lequel la plupart des hybrides F_1 présentent des valeurs intermédiaires entre celles de leurs parents. Dans l'ensemble du matériel étudié, il n'existe pas de corrélations significatives entre la teneur en morphine et des caractères comme la couleur des graines, la forme des capsules, le nombre de rayons stigmatiques, le rendement en graines, le rendement en capsules.

La sélection opérée dans les descendances de croisements effectués entre les meilleures variétés de la collection a fourni quelques lignées intéressantes par leur précocité, leur résistance à la verse, leur rendement et leur bonne teneur en morphine.

Mots clés : *œillette, morphine, héritabilité*.

INTRODUCTION

Pendant la dernière guerre, l'Œillette a occupé en France des surfaces assez importantes (35 000 ha en 1943). En période de pénurie, elle fournissait à la fois de l'huile par ses graines et une matière première pour l'extraction des alcaloïdes par ses capsules. Dès que les conditions économiques sont devenues normales, la culture de l'Œillette a été rapidement délaissée.

Depuis quelques années, des efforts sont faits pour relancer cette production.

Il paraît souhaitable aux organismes internationaux s'occupant du problème des stupéfiants de supprimer progressivement la culture du pavot à opium. L'industrie pharmaceutique doit donc prévoir le remplacement de l'opium par la capsule d'œillette. Il s'agit d'une matière première nettement moins concentrée puisque l'opium renferme 10 à 20 p. 100 de morphine alors que des capsules qui en contiennent 5 p. 1 000 sont déjà des capsules riches.

L'élévation de la teneur en morphine constitue l'objectif principal d'un travail de sélection commencé, en 1962, à Versailles. L'étude de la teneur en morphine des capsules mûres a porté sur un matériel varié comprenant :

— les nombreuses variétés d'une collection réunissant des pavots à opium et des pavots oléagineux (œillettes) ;

— les lignées tirées de populations plus ou moins hétérogènes ;

— les générations successives de divers croisements.

Les résultats fournissent des renseignements sur l'importance de la variabilité génétique, sur la variation due aux facteurs du milieu, sur l'héritabilité de la teneur en morphine et, en définitive, sur les possibilités de sélection.

Les analyses de capsules ont été effectuées par une méthode chromatographique sur papier (PARIS *et al.*, 1961 ; BALARD, 1965).

I. — VARIATION DE LA TENEUR EN MORPHINE DANS UNE COLLECTION DE VARIÉTÉS

1. — *Les types de* Papaver somniferum *L.*

La première étape de la sélection de types riches en morphine a été un inventaire aussi complet que possible des ressources de l'espèce *Papaver somniferum* L. Une collection d'environ 200 variétés originaires de 25 pays a été rassemblée. On peut classer ces variétés dans deux catégories principales, œillettes et pavots à opium. Ces deux types de la même espèce résultent de la sélection naturelle et de la sélection humaine opérant dans des conditions différentes et obéissant à des impératifs différents.

Les œillettes (120 variétés environ) proviennent des pays européens où elles sont cultivées pour leurs graines et de plus en plus pour leurs capsules. Elles sont bien adaptées à nos conditions climatiques. A Versailles, en semis de printemps, elles donnent toutes des plantes ayant un développement normal. Les pétales sont le plus souvent blancs avec une tache violette à la base, mais il existe des variétés à fleurs roses ou rouges. Les graines sont généralement grises ou bleues.

Les pavots à opium (70 variétés environ) proviennent des pays méditerranéens, du Moyen-Orient et d'Extrême-Orient. En semis de printemps, ces pavots ne trouvent pas les conditions favorables à un développement normal. Les plantes restent courtes, chétives et versent facilement. Les capsules sont petites et souvent déhiscentes. Les rendements en graines et en capsules sont nettement inférieurs à ceux des œillettes les moins productives. Ils sont plus précoces que les œillettes. Ils fleurissent normale-

ment à Versailles entre le 5 et le 15 juin, soit 10 à 15 jours avant la floraison des œillettes. Suivant les années et les variétés, la taille des plantes varie entre 0,50 m et 1 m pour les pavots à opium et entre 1,10 m et 1,60 m pour les œillettes. Les pétales des pavots à opium sont entièrement blancs ou violet foncé avec une tache très foncée. Les graines sont blanches, jaunes ou marron quand les fleurs sont blanches ; elles sont roses, grises ou bleues lorsque les fleurs sont violettes.

Les pavots à opium, qui ne sont pas adaptés aux conditions que leur imposent les semis de printemps, atteignent, par contre, un développement normal quand on les sème en automne. Ils sont alors au moins aussi vigoureux que les œillettes et résistent beaucoup mieux au froid.

A côté de ces deux groupes, bien distincts par un ensemble de caractères morphologiques et par les caractéristiques de leur développement, il existe quelques types intermédiaires. La collection comprend aussi quelques variétés ornementales de *P. somniferum* qui forment de petites capsules déhiscentes.

2. — *Renseignements bibliographiques sur la variabilité de la teneur en morphine*

Depuis une dizaine d'années, des études, réalisées surtout dans les pays d'Europe de l'Est, s'attachent plus spécialement à la recherche d'une variabilité utilisable dans une amélioration de la teneur en morphine.

Les chiffres ci-dessous, extraits de quelques uns de ces travaux, donnent une idée de la variation observée :

Auteurs	Pays	Nombre de variétés ou lignées	Variation de la teneur en morphine
Duchnowska, Pawelczyke (1960)	Pologne	30	0 à 4,5 ‰ 10 % des variétés supér. à 3 ‰
Kleinschmidt, Mothes (1958)	Allemagne	400	Récolte 1953 : 0 à 6 ‰ 20 % des variétés supér. à 4 ‰
		400	Récolte 1954, 55 et 56 : 0 à 4 ‰ 12 à 14 % des var. supér. à 2 ‰
Tetenyi, Lorincz, Szabo (1961)	Hongrie	100	Récolte 1958 : 3 à 7 ‰ 30 % des variétés supér. à 4,5 ‰
		146	Récolte 1959 : 2 à 7 ‰ 30 % des variétés supér. à 3,5 ‰
Voskerusa (1960, 61)	Tchécoslovaquie	64	2 à 4,5 ‰
Zoschke (1962)	Allemagne	165	0 à 6 ‰ 3 % des variétés supér. à 4 ‰

Ces articles nous fournissent quelques indications utiles sur un certain nombre de variétés. Mais il faut vérifier que, sous nos conditions, ces variétés, d'origine plus continentale, se classent de la même façon pour leur teneur en morphine et voir comment elles se situent par rapport à d'autres types qui peuvent présenter de meilleures caractéristiques agronomiques.

3. — *Teneur en morphine des pavots à opium et des œillettes*

Les analyses effectuées pendant plusieurs années sur l'ensemble des variétés de la collection ont montré une variation importante de la teneur en morphine et permis, malgré une assez forte fluctuation, de dégager l'intérêt de quelques types plus riches. Le tableau 1 donne les teneurs en morphine d'une série de variétés (1961 à 1965).

TABLEAU 1

Teneur en morphine d'une partie des variétés de la collection

Versailles, 1961 à 1965 (Morphine p. 1 000)

Variétés	Type	Pays d'origine	1961	1962	1963	1964	1965
Mahndorfer	Œillette	Allemagne	2,0	3,0	2,0	3,5	1,6
Peragis	—	—	3,4	2,6	1,6	3,4	1,3
Mullers Weisse-Dame	—	—	1,5	—	1,7	2,3	—
Bernburg	—	—	3,4	1,6	3,4	3,9	—
C 482-2338	Opium	Australie	3,2	2,5	—	2,8	—
Bulgare C 188	—	Bulgarie	1,2	—	—	2,0	—
Luna	Œillette	Danemark	3,9	2,3	1,5	3,2	1,6
Borgne de Sognolles	—	France	3,2	3,7	3,1	3,5	2,6
Bleue de Hongrie	—	Hongrie	2,6	2,1	1,0	3,6	—
Hatvani	—	—	2,2	2,3	1,5	3,4	—
Mezokovesdi	—	—	2,8	2,2	1,0	3,0	—
Pitvarosi	—	—	1,2	—	1,1	—	—
SC Morfin	—	—	3,4	2,7	3,1	3,5	2,2
SD Morfin	—	—	3,4	2,0	1,9	3,1	2,3
Soproni	—	—	3,6	3,3	2,4	2,5	1,5
Taplanszentkereszti	—	—	1,8	1,6	1,0	—	—
Ikkan-Shu	Opium	Japon	2,0	1,4	—	—	—
Violet tronconique	—	Maroc	1,0	—	—	1,5	—
Emmabloem	Œillette	Pays-Bas	2,8	1,7	1,5	1,9	—
Nobel	—	—	2,6	1,6	1,4	2,0	—
Nordster	—	—	3,5	2,5	1,3	2,3	1,7
Pulawy	—	Pologne	2,4	—	1,5	1,5	—
KM I. H. A. R.	—	—	3,3	2,7	1,8	2,6	0,8
Variété de pays	—	Roumanie	1,8	1,0	1,0	2,0	—
Cluj A	—	—	3,9	2,7	1,6	—	0,8
Magurele	—	—	3,0	3,3	1,4	—	—
Flora II	—	Suède	3,7	1,6	1,3	2,7	1,7
Detenicky bleue	—	Tchécoslovaquie	4,9	3,4	2,6	3,2	3,3
Dioszegi	Opium	—	2,4	—	2,0	—	—
Dubsky	Œillette	—	3,4	3,7	4,1	5,3	3,4
Dunajsky	—	—	2,3	2,0	1,5	3,6	—
Niebieski	—	—	3,0	3,0	1,0	4,5	—
Ankara 34/1	Opium	Turquie	1,2	—	—	2,1	—
Ankara 36/2	—	—	1,5	—	—	2,5	—
Ankara 72/3	—	—	1,0	—	—	1,5	—
Barnaulski 490	Œillette	U. R. S. S.	1,8	2,1	—	1,7	—

Les capsules les plus riches en morphine se trouvent dans le groupe des œillettes. A part quelques rares exceptions, les pavots à opium présentent toujours des teneurs faibles. Le tableau 2 indique la variation observée dans chacun des deux groupes.

TABLEAU 2

Répartition des variétés d'Œillette et de Pavot à opium d'après leur teneur en morphine

Versailles, 1961 à 1964

Année	Type	Nombre de variétés	Répartition d'après la teneur en morphine						
			0-1 ‰	1-2 ‰	2-3 ‰	3-4 ‰	4-5 ‰	5-6 ‰	6-7 ‰
1961	Œillette	64	8	21	13	21	1		
	Opium	27	10	11	5	1			
1962	Œillette	39	0	8	18	11	2		
	Opium	5	2	2	1				
1963	Œillette	67	26	26	7	7			
	Opium	5	2	2		1			
1964	Œillette	57	1	8	20	20	5	2	1
	Opium	17	1	5	11				

Le fait que l'on ne trouve pas chez les pavots à opium de variétés aussi riches en morphine que chez les œillettes a été signalé par plusieurs auteurs (BECKER et INDEMANS, 1949 ; KLEINSCHMIDT et MOTHES, 1958 ; VOSKERUSA, 1960 ; DUCHNOWSKA et PAWELCZYKE, 1960 ; BUNTING, 1963 ; ANDERSSON et LOOF, 1966). Ils attribuent souvent cette infériorité à la mauvaise adaptation de pavots d'origine méridionale à des conditions plus continentales ou plus septentrionales. Cependant, dans des conditions assurant un développement normal et une croissance satisfaisante des pavots à opium (semis d'automne dans le midi de la France), les teneurs en morphine les plus élevées se trouvent encore chez les œillettes (tabl. 3).

TABLEAU 3

Teneur en morphine des variétés d'Œillette et de Pavot à opium en semis d'automne

Montpellier, 1962 à 1965 (essais réalisés par PIQUEMAL)

Années	Œillettes	Pavots à opium
1962	2,3 à 6,5	4,6 à 5,5
1963	3,4 à 6,4	3,0 à 3,4
1964	2,2 à 7,0	3,5 à 4,5
1965	4,0 à 6,8	3,2 à 4,4

Dans les pays orientaux, les pavots à opium ont subi pendant des siècles une sélection empirique tendant à augmenter leur productivité en opium : capsules épaisses pour supporter les incisions, aptitude à secréter une quantité plus importante de latex. Depuis une vingtaine d'années, on cherche à améliorer par des méthodes de sélection rationnelles, la teneur en alcaloïdes de l'opium dans certains pays producteurs (U. R. S. S., Japon, Turquie).

Les variétés européennes d'œillette cultivées au Japon ne fournissent que peu d'opium par incision des capsules mais cet opium est beaucoup plus riche en alcaloïdes que celui des pavots à opium (KAWATANI et FUJITA, 1957 ; ASAHINA *et al.*, 1957). HEEGER et BAUER (1940) avaient déjà signalé la possibilité de produire en Allemagne, avec des types oléagineux, un opium de bonne qualité.

Quelques tentatives de sélection ont été faites pour accroître la teneur en morphine des capsules mûres de pavot à opium. En Australie, des types plus riches ont été décelés dans une série de variétés asiatiques (HILLS, 1946) et des croisements ont fourni des lignées à teneur en morphine assez bonne (HILLS et RODWELL, 1950). Les deux pavots à opium qui, dans nos essais, présentent les meilleurs titres en morphine, sont d'ailleurs deux lignées d'origine australienne.

En conclusion, la sélection de variétés à forte teneur en morphine doit s'entreprendre dans le groupe des œillettes où l'on trouve le matériel de départ le mieux adapté à nos conditions en culture de printemps, le plus productif en graines et en capsules, le plus riche en morphine. Cependant, dans un programme de sélection de variétés à cultiver en semis d'automne, certains pavots à opium peuvent constituer des géniteurs intéressants par leur résistance au froid et leur précocité.

4. — *Influence des conditions climatiques sur la teneur en morphine*

Pour que ses capsules aient une bonne teneur en morphine, la plante doit d'abord se trouver dans des conditions lui assurant une végétation normale. Toutes les adversités qui peuvent affecter sensiblement sa croissance occasionnent généralement, en plus d'une baisse des rendements, une nette diminution de la teneur en morphine : semis trop tardif, carence en un élément fertilisant, sécheresse jusqu'à la formation des capsules... L'action plus précise d'apports croissants des éléments de la fumure minérale, des dates de semis échelonnées, de diverses techniques culturales, a fait l'objet de travaux dont les conclusions divergent fréquemment (HEEGER et BAUER, 1940 ; HLAVACKOVA, 1955 ; LECAT, 1956 et 1959 ; KOPP, 1957 ; SZWADIAK et MICHNA, 1959 ; SCHRÖDER, 1963 ; VOSKERUSA, 1961 ; ZOSCHKE, 1963).

La teneur en morphine dépend principalement des conditions climatiques au moment de la formation et de la maturation des capsules. Un temps sec et chaud est favorable. Par contre, les pluies provoquent une diminution d'autant plus sensible qu'elles interviennent sur des capsules dont la maturité est plus proche ou déjà atteinte. Les différences de teneur en morphine que l'on constate entre années et entre régions sont dues aux différences de température et surtout de pluviométrie. Les capsules récoltées dans le Midi ont des teneurs plus élevées et plus constantes d'une année à l'autre que celles qui proviennent du nord de la France. Le tableau 4 indique les teneurs moyennes d'une série de lignées mises en essais à la fois à Montpellier et à Versailles, de 1962 à 1965.

A Montpellier, les teneurs en morphine sont régulièrement bonnes. A Versailles, elles sont le reflet du climat de l'été : les moyennes annuelles des teneurs, calculées sur 10 variétés présentes chaque année dans les essais, figurent dans le tableau 5 avec la pluviométrie de la période floraison-récolte.

Les étés très pluvieux de 1963 et 1965 sont responsables des faibles titres observés ces deux années et il y a une corrélation négative très significative entre la teneur en morphine et la hauteur de pluie recueillie entre floraison et récolte. La pente

de la régression établie avec ces cinq points (b = — 0,012) indique que 40 mm de pluie entraînent en moyenne une diminution de 0,5 ‰ de la teneur en morphine. Il s'agit évidemment d'une estimation grossière chiffrant globalement l'action de la pluie. Comme celle-ci est plus néfaste à la morphine lorsqu'elle tombe sur des capsules plus sèches, les différences de précocité sont l'une des causes de l'irrégularité du classement des variétés suivant les années.

TABLEAU 4

Teneurs moyennes en morphine à Montpellier et à Versailles

Années	Montpellier (‰)	Versailles (‰)
1962	5,1	2,8
1963	4,5	2,7
1964	5,6	3,4
1965	6,0	1,9

TABLEAU 5

Teneur en morphine (moyenne de 10 variétés) *et pluviométrie*

Versailles, 1961 à 1965

	1961	1962	1963	1964	1965
Date moyenne de début floraison ..	26-6	2-7	3-7	28-6	5-7
Date de la récolte	10-8	27-8	9-9	5-8	26-8
Pluie (en mm) floraison-récolte..	70	85	169	62	151
Teneur en morphine moy. (‰).	3,4	2,8	2,0	2,2	2,2

5. — *Variabilité de la teneur en morphine dans le groupe des œillettes*

La fluctuation assez forte apportée aux teneurs en morphine par l'action des facteurs du milieu auxquels les variétés ne réagissent pas toujours de façon identique n'est pourtant pas suffisante pour masquer la variabilité génétique. Le classement des variétés n'est pas tout à fait le même chaque année (tabl. 1) mais les coefficients de corrélation, calculés entre années, sont pratiquement tous significatifs comme on peut le voir dans le tableau 6.

Il est donc possible de faire un choix valable des variétés les plus riches en morphine. La meilleure est la variété tchécoslovaque *Dubsky* avec des teneurs régulièrement bonnes, ce qui confirme les résultats de VOSKERUSA (1960, 1961). D'autres variétés, quoique moins riches en moyenne méritent d'être retenues. Il s'agit des variétés allemandes *Mahndorfer* et *Perabis,* de la variété danoise *Luna,* d'une ancienne population française *Borgne de Sognolles,* d'une autre variété tchèque *Detenicky bleue*

et d'une sélection hongroise *SC Morfin*. Certaines de ces variétés présentent aussi l'intérêt de se classer parmi les meilleures pour les rendements en graines (*Mahndorfer*, *Luna*) ou en capsules (*Borgne de Sognolles*, *Detenicky*).

TABLEAU 6

Teneur en morphine des variétés de la collection
Coefficients de corrélation entre années

	1962	1963	1964	1965
1961	r = + 0,494 n = 27 S 0,01	r = + 0,548 n = 29 S 0,01	r = + 0,568 n = 22 S 0,01	r = + 0,419 n = 14 NS
1962		r = + 0,517 n = 24 S 0,01	r = + 0,518 n = 23 S 0,05	r = + 0,719 n = 13 S 0,01
1963			r = + 0,510 n = 24 S 0,05	r = + 0,770 n = 14 S 0,01
1964				r + = 0,703 n = 13 S 0,01

r = coefficient de corrélation ; n = nombre de variétés.
NS = non significatif.
S 0,01 et S 0,05 = significatif au seuil de probabilité 1 p. 100 et 5 p. 100.

6. — *Variabilité intravariétale*

L'Œillette est généralement considérée comme une plante autogame. Pieper (1939) et Morasz (1965) lui trouvent même une certaine tendance à la cléistogamie. Avant l'ouverture de la fleur, 30 à 40 p. 100 des ovules seraient fécondés. Et le taux de fécondation croisée dépend ensuite de la fréquentation plus ou moins intense des fleurs par les insectes (abeilles et bourdons principalement). Quand ces insectes pollinisateurs sont très nombreux, le pourcentage de fécondation croisée peut être très important (Andersson et Lööf, 1966). Les déterminations du taux d'allogamie faites à Versailles ont donné des chiffres variant suivant les années et les types étudiés entre 15 et 40 p. 100.

Certaines variétés étrangères proviennent d'une simple sélection massale dans des populations locales ou sont le produit d'un mélange de descendances sélectionnées pour une caractéristique particulière qui peut être la teneur en morphine. Même pour les variétés qui proviennent d'une sélection généalogique, il n'y a généralement pas eu la suite rigoureuse de générations d'autofécondation sous sachets qui peut seule assurer une fixité satisfaisante.

Les observations faites sur les variétés de la collection ont montré que la plupart sont relativement homogènes pour les caractères morphologiques les plus nets, mais

présentent une hétérogénéité plus ou moins importante si l'on considère des caractères morphologiques secondaires ou si l'on examine la précocité ou la hauteur des plantes par exemple. La sélection de lignées puis de familles, par autofécondation dans ces variétés, a démontré le caractère héréditaire de la plus grande part des différences observées. Dans les lignées issues de certaines populations, il apparaît notamment une assez forte variabilité de la teneur en morphine (tabl. 7).

TABLEAU 7

Variation de la teneur en morphine dans les lignées tirées de variétés

Versailles, 1964

Variétés	Teneur en morphine des lignées (en ‰)
Mahndorfer	2,5 à 4,8
Peragis	2,7 à 3,6
Luna	3,1 à 3,8
B. de Sognolles	2,6 à 3,9
Francopavot 4	2,4 à 6,0
Francopavot 10	2,6 à 4,8
S. D. Morfin	2,8 à 3,4
Nordster	2,0 à 2,7
Flora II	2,1 à 3,2
Detenicky bleue	3,2 à 4,0
Dubsky	3,0 à 5,8

Le fait que des variétés paraissant homogènes pour leurs caractères morphologiques, possèdent une certaine variabilité pour des caractères biochimiques comme la teneur en morphine, a déjà été reconnu et exploité (LECAT, 1956 ; DUCHNOWSKA et PAWELCZYKE, 1960 ; KOPP *et al.*, 1961).

II. — COMPORTEMENT HÉRÉDITAIRE DE LA TENEUR EN MORPHINE

1. — *Héritabilité*

Corrélations lignées mères-descendances.

On a vu qu'il existait de nettes différences de teneur en morphine entre les variétés et que certaines populations possédaient une hétérogénéité génétique suffisante pour que la variation observée dans les lignées que l'on en a tirées dépasse largement les limites de la fluctuation. On peut maintenant examiner comment, dans ces lignées et dans les descendances des croisements, se transmet la teneur en morphine au cours des générations successives. Les coefficients de corrélation, calculés entre lignées et familles qui en descendent, fournissent une estimation de la fraction héréditaire de la variation observée, c'est-à-dire de l'héritabilité.

Sur une série de 15 lignées I_2 de 1963 (morphine 1,0 à 4,8 p. 1000) et leurs descendances I_3 de 1964 (2,1 à 4,8 p. 1 000) ainsi que 45 lignées I_3 de 1964 (2,5 à 5,8 p. 1 000) et les familles I_4 de 1965 (1,3 à 4,0 p. 1 000), les coefficients de corrélation sont significatifs ($r = + 0{,}599$ et $r = + 0{,}322$ respectivement). Il s'agit, dans ce cas, de lignées présentant à une même génération un taux d'homozygotie variable suivant les plantes de départ autofécondées dans les populations.

L'exemple suivant porte sur des lignées F_3, F_4 et F_5 de plusieurs croisements (tabl. 8).

TABLEAU 8

Corrélations entre teneurs en morphine de lignées F_3, F_4, F_5

	F_4 (1965)		F_5 (1966)	
F_3 (1964)	*n*	57	*n*	39
	Morphine F_3	2,0 à 5,8 ‰	Morphine F_3	3,0 à 5,8 ‰
	Morphine F_4	1,5 à 3,6 ‰	Morphine F_5	1,7 à 4,2 ‰
	r	+ 0,440 (S. 0,01)	*r*	+ 0,457 (S. 0,01)
	b F_4/F_3	+ 0,308	*b* F_5/F_3	+ 0,438
F_4 (1965)			*n*	26
			Morphine F_4	1,7 à 3,6 ‰
			Morphine F_5	2,0 à 4,2 ‰
			r	+ 0,422 (S. 0,05)
			b F_5/F_4	+ 0,610

n : nombre de lignées.
r : coefficient de corrélation.
b : coefficient de régression.

En 1965 et 1966, les conditions climatiques de l'été n'ont pas été propices à de fortes teneurs en morphine. L'amplitude de la variation constatée ces deux années est moindre qu'en 1964, ce qui a pour conséquence de réduire les pentes des régressions F_4/F_3 et F_5/F_3. On peut admettre qu'en années plus favorables, le coefficient de régression doit au moins égaler 0,5. Statistiquement, une sélection de lignées ayant un point de plus de morphine se traduira donc par une amélioration moyenne de 0,5 p. 1 000.

Corrélations plantes mères-lignées ; sélection de plantes individuelles.

L'héritabilité de la teneur en morphine est suffisante pour que la sélection soit efficace au moins dans les premières générations lorsque la variabilité génétique est importante. Dans les descendances de croisements, la sélection pour la morphine a été commencée à la génération F_3. On ne peut réaliser chaque année qu'un nombre limité d'analyses et il a paru préférable de travailler sur des lignées contenant suffisamment de plantes pour que l'échantillonnage soit représentatif de la valeur moyenne du matériel. Sur des plantes individuelles, la fluctuation des résultats risque de rendre difficile tout jugement valable.

Les capsules des F_2 de quelques croisements ont été analysées plante par plante

(récolte 1965) : capsules ayant mûri normalement à l'air libre et capsules récoltées dans les sachets d'autofécondation. On pouvait penser que la teneur en morphine de ces dernières, relativement abritées de la pluie, refléterait plus fidèlement le génotype de la plante. Les analyses ont porté sur les capsules ensachées de 140 plantes F_2 ainsi que sur les capsules non autofécondées d'une trentaine de ces mêmes plantes. Les teneurs en morphine de 102 lignées F_3 (récolte 1966) issues de ces F_2 ont ensuite été déterminées. Dans chacun des groupes, on observe la variation suivante :

F_2 capsules sous sachets : 1 à 8 p. 1 000 (avec 2 résultats 10 et 14 p. 1 000)
F_2 capsules à l'air libre : 1 à 3,2 p. 1 000
F_3 capsules à l'air libre : 1 à 5,2 p. 1 000

Il n'y a aucune corrélation entre les teneurs en morphine des deux groupes de capsules F_2 et il n'apparaît pas non plus de corrélation significative entre la teneur en morphine des F_3 et celle de l'une ou l'autre des catégories de capsules F_2. Dans les deux cas, la fluctuation des teneurs individuelles est trop forte pour permettre de dégager la variabilité génétique.

KOPP *et al.* (1961) ont aussi constaté qu'il n'existe qu'une relation très lâche entre plantes mères et descendances. Des plantes dont les teneurs en morphine s'échelonnent entre 0 et 15 p. 1 000 ont donné des lignées présentant des teneurs comprises entre 3,5 et 7,8 p. 1 000 sans qu'il y ait de corrélation entre les deux générations.

2. — *Teneur en morphine des* F_1

a) *Teneur en morphine d'hybrides et de leurs parents.*

Les chercheurs qui ont étudié les rendements en graines et en capsules d'hybrides F_1 d'œillette sont généralement d'accord pour reconnaître leur supériorité sur la moyenne des lignées parentales et fréquemment sur le meilleur parent. L'hétérosis est même utilisé en Tchécoslovaquie où une variété hybride est cultivée (MARTINEK, 1962). Le supplément de production de graines et capsules compenserait largement le prix de revient de la semence obtenue par castration et pollinisation effectuées à la main.

En ce qui concerne la morphine, les résultats semblent moins nets. Certains travaux font ressortir une supériorité générale des hybrides (HLAVACKOVA, 1955 ; SARKANY, DANOS et SARKANY-KISS, 1959 ; SARKANY, DANOS et FARKAS-RIEDEL, 1963). Mais, le plus souvent, les teneurs en morphine des hybrides sont intermédiaires entre celles des parents bien que certaines combinaisons puissent fournir des F_1 plus riches (HLAVACKOVA, 1959 ; VOSKERUSA, 1960 ; KOROHODA et MICZUSLA, 1962 ; MICHNA et SZWADIAK, 1964 ; DANOS, 1965).

Nous avons observé, plusieurs années, la teneur en morphine de quelques hybrides et de leurs parents. En 1966, par exemple, un essai comprenait 17 lignées et 19 F_1 entre ces lignées. L'examen des résultats (tabl. 9) montre que pour la plupart des hybrides la teneur est très voisine de la moyenne parentale. Deux croisements seulement, faits avec la lignée 325, fournissent des hybrides plus riches.

La corrélation entre teneur en morphine des hybrides et teneur moyenne des parents est hautement significative ($r = + 0,868$; S 0,01) et l'on peut pratiquement classer les hybrides dans le même ordre que les parents moyens. Dans cet exemple, il

s'agit de capsules qui ont mûri dans des conditions peu favorables à des teneurs élevées en morphine (moyenne des parents : 2,22 p. 1 000 ; moyenne des F_1 : 2,37 p. 1 000).

TABLEAU 9

Teneurs en morphine de F_1 et parents

(Versailles, 1966)

Croisements	Teneur en morphine p. 1 000			
	Parent 1	Parent 2	Parent moyen	F_1
139 × 325	2,4	3,8	3,1	5,0
325 × 322	3,8	2,4	3,1	4,0
13 × 181	3,6	2,5	3,05	3,0
13 × 176	3,6	1,9	2,75	2,3
139 × 322	2,4	2,4	2,4	2,8
6 × 138	2,5	1,9	2,2	2,5
323 × 322	2,0	2,4	2,2	2,5
67 × 143	1,8	2,6	2,2	2,4
322 × 141	2,4	1,9	2,15	2,8
1 × 141	2,4	1,9	2,15	2,4
126 × 176	2,4	1,9	2,15	2,4
1 × 176	2,4	1,9	2,15	2,0
67 × 181	1,8	2,5	2,15	1,9
165 × 176	1,9	1,9	1,8	1,9
67 × 176	1,8	1,9	1,85	1,9
165 × 18	1,9	1,5	1,7	1,8
176 × 18	1,9	1,5	1,7	1,0
149 × 176	1,5	1,9	1,7	1,0
67 × 18	1,8	1,5	1,65	1,0
Moyenne			2,22	2,37

b) *Résultats d'un essai diallèle.*

La même année, un essai diallèle a été semé à Montpellier. Il comportait 7 lignées et les 21 F_1 réalisées entre ces lignées. Les teneurs en morphine figurent dans le tableau 10.

On peut constater les teneurs élevées atteintes par certaines lignées et quelques-uns de leurs hybrides. Des titres supérieurs à 8 p. 1 000 sont trouvés pour la lignée 13 et deux de ses hybrides (13 × 143 et 13 × 176) ainsi que pour la lignée 143 et trois de ses hybrides (143 × 176, 143 × 13 et 143 × 126). Certaines combinaisons F_1 sont bien supérieures au parent moyen mais d'autres sont, par contre, nettement inférieures et il n'y a pas de supériorité moyenne de F_1 sur les lignées. Les teneurs moyennes sont très voisines : 6,5 et 7 p. 1 000 respectivement pour les F_1 et les parents. Et le coefficient de corrélation entre teneurs en morphine des hybrides et moyennes parentales est dans ce cas aussi très significatif ($r = + 0{,}689$; S 0,01).

c) *Hétérosis et biosynthèse de la morphine.*

Bien que l'on aît trouvé chez certaines F_1 des titres en morphine supérieurs à ceux des lignées parentales, on peut déduire de l'ensemble des résultats qu'il n'y a pas d'hétérosis pour la teneur en morphine.

La formation et l'accumulation de la morphine dans la capsule qui, dans les meilleures conditions, n'en contient que rarement plus de 7 p. 1 000, ne peuvent être mises en relation avec une vigueur générale de la plante et des différences à ce niveau ne traduisent pas forcément une activité enzymatique générale plus ou moins efficace.

TABLEAU 10

Teneurs en morphine (p. 1 000) *des* F_1 *et parents* (Montpellier 1966)

(Teneurs des parents sur la diagonale)
Croisements diallèles

	176	143	67	13	521	126	325
176	7,0	10,0	4,4	9,5	6,0	6,0	7,0
143		10,0	3,8	11,0	6,5	12,0	8,0
67			3,5	4,4	3,0	7,0	3,0
13				8,5	3,4	4,8	4,0
521					3,8	3,0	7,6
126						7,6	5,2
325							7,6

On connaît les dernières étapes de la chaîne de biosynthèse qui conduit à la morphine. La thébaïne, la codéine puis la morphine se forment par déméthylations successives (STERMITZ et RAPOPORT, 1961). Certains acides aminés, notamment la tyrosine, semblent intervenir dans la synthèse de la morphine (BATTERSBY, BINKS et HARPER, 1962). Mais on ignore ce que représentent la morphine et les autres alcaloïdes de l'œillette dans le métabolisme de la plante. Il est possible qu'ils constituent des intermédiaires repris pour la synthèse de composés non alcaloïdiques présents dans la graine (FAIRBAIRN et PATERSON, 1966 ; FAIRBAIRN et EL-MASRY, 1968).

La quantité de telles substances synthétisées par la plante ou présentes à un moment donné dans certains organes, se comporte certainement différemment du point de vue de l'hétérosis du cas des protéines, des sucres, des matières grasses qui constituent le terme final de chaînes de biosynthèse sur lesquelles l'hétérozygotie peut apporter un effet bénéfique.

III. — RELATIONS ENTRE TENEUR EN MORPHINE ET CERTAINS CARACTÈRES DE LA PLANTE

La sélection pour un caractère comme la teneur en morphine repose principalement sur le travail d'analyses. Il faut déterminer chaque année les teneurs en morphine de plusieurs centaines de lignées. Dans l'espoir de trouver des critères de sélection valables au moins pour un tri préliminaire, plusieurs chercheurs ont étudié les relations qui pouvaient exister entre la teneur en morphine de la capsule et certains caractères plus aisés à observer ou à mesurer. Les observations et les analyses, faites sur les variétés de la collection, peuvent fournir des renseignements sur l'existence de telles corrélations.

I. — *La couleur de la graine*

Il existe une gamme assez étendue de couleurs de graine (blanc, jaune, marron, rose, gris, bleu) avec des intensités et des nuances variées. Seul, ZOSCHKE (1962) trouve dans un groupe d'œillettes à fleurs blanches et à graines claires les types les plus riches en morphine. La plupart des auteurs admettent la supériorité des variétés à graines grises ou bleues (HEEGER et BAUER, 1940 ; KOPP et KOTILLA, 1955 ; KOPP 1957 ; KOHOUTOVA, 1953 ; SARKANY *et al.*, 1959). Pour VOSKERUSA (1960) il n'apparaît pas de relations significatives entre couleur de la graine et richesse en morphine de la capsule.

TABLEAU II

Teneur en morphine des variétés d'œillette et de pavot à opium classées d'après la couleur des graines

Couleur de la graine		Gris et gris-bleu	Bleu	Rose	Jaune et marron	Blanc
Œillette	Nombre de variétés	23	28			
	Variation morphine ‰ .	1,0 à 4,9	1,0 à 3,9			
	Moyenne morphine ‰ .	2,60	2,23			
Pavot à opium	Nombre de variétés	3	4	1	8	10
	Variation morphine ‰ .	1,5 à 2,4	1,0 à 1,5		1,0 à 3,2	1 à 2,5
	Moyenne morphine ‰ .	2,10	1,17	1,50	1,62	1,41

Le tableau 11 indique les teneurs en morphine des variétés classées en cinq groupes d'après la couleur de la graine. La séparation des variétés en deux catégories, œillettes et pavots à opium, suffit à expliquer la teneur plus faible des types à graines claires qui ne comprennent que des pavots à opium. L'existence de variétés plus riches chez les œillettes élève la teneur moyenne observée pour les types à graines bleues ou grises chez lesquels on trouve aussi des titres très faibles (tabl. 11).

2. — *La forme et la structure de la capsule*

Des relations ont parfois été signalées entre forme des capsules et teneur en morphine (HEEGER et BAUER, 1940 ; KOHOUTOVA, 1953 ; SARKANY *et al.*, 1959). Dans le tableau 12, les teneurs en morphine sont indiquées pour les différents types de capsules caractérisés par leur forme générale et le rapport hauteur/diamètre. Si l'on considère seulement les œillettes, une seule catégorie présente une valeur moyenne plus faible (capsules coniques allongées). On y trouve cependant une variété qui atteint 3,5 p. 1 000 de morphine. Et, dans l'ensemble, il n'apparaît pas de liaison entre la forme des capsules et leur teneur en morphine (tabl. 12).

Des études d'anatomie de la capsule ont montré des différences entre variétés pour le nombre et la taille des vaisseaux laticifères et les variations de la surface totale des laticifères semblent en relations avec les variations de la teneur en morphine (BREDEMANN, 1939 ; DETERMANN, 1940 ; FELKLOVA et BABKOVA, 1958). Comme l'importance

du réseau de laticifères paraît liée au nombre de loges de la capsule qui, lui-même, correspond au nombre de rayons stigmatiques, la sélection de types à nombreux rayons stigmatiques pourrait indirectement entraîner une élévation de la teneur en morphine (BREDEMANN, 1939 ; SARKANY *et al.*, 1963).

TABLEAU 12

Teneur en morphine et forme des capsules (1962)

Type de variétés	Forme générale de la capsule	Rapport hauteur / diamètre	Nombre de variétés	Variation morphine ‰	Teneur moyenne morphine ‰
Œillette	Ovale allongée .	> 1,75	6	1,0 à 4,9	2,33
	Ovale	1,25-1,75	15	1,0 à 3,6	2,25
	Ronde	0,75-1,25	8	1,5 à 3,9	2,60
	Conique allongée.	1,25-1,75	13	1,0 à 3,5	1,87
	Conique	0,75-1,25	10	1,0 à 3,9	2,53
Pavot à opium	Cylindrique arrondie ou cylindroconique	0,75-1,25	14	1,0 à 2,4	1,40

Les coefficients de corrélation entre teneur en morphine et nombre de rayons stigmatiques ont été calculés séparément pour les œillettes et les pavots à opium. Les résultats suivants ont été obtenus :

— Œillettes :
49 variétés
Nombre moyen de rayons stigmatiques 11, 1 à 14,7
Teneur en morphine.......................... 1 à 4,9 p. 1000
Coefficient de corrélation.............. $r = + 0{,}006$ (N S)

— Pavots à opium :
20 variétés
Nombre moyen de rayons stigmatiques 8,3 à 12,1
Teneur en morphine.......................... 1 à 3,2 p. 1 000
Coefficient de corrélation.............. $r = + 0{,}462$ (S 0,05)

— Ensemble des variétés :
Coefficient de corrélation.............. $r = + 0{,}312$ (S 0,05)

La corrélation significative trouvée dans le groupe des pavots à opium traduit seulement une meilleure adaptation de certaines variétés à nos conditions. Les types présentant un développement plus normal forment des capsules à la fois plus grosses avec davantage de rayons stigmatiques et plus riches en morphine.

3. — *Rendements en graines et en capsules*

Les résultats de trois années d'expérimentation portant sur 20 variétés ont fourni à VOSKERUSA (1960) une corrélation positive hautement significative entre teneur en morphine et rendement en graines. Les essais effectués à Versailles en 1961

(47 variétés d'œillette et 18 variétés de pavot à opium) et en 1962 (39 variétés d'œillette) ont donné les résultats suivants :

— Œillettes 1961 :

Rendements en graines	11,5 à 22,4 q/ha
Rendements en capsules	7,6 à 14,1 q/ha
Teneur en morphine	1,0 à 4,9 p. 1 000
Corrélation Rendt graines/morphine	$r = -0{,}126$ NS
Corrélation Rendt capsules/morphine	$r = -0{,}006$ NS

— Pavots à opium 1961 :

Rendements en graines	5,8 à 15,0 q/ha
Rendements en capsules	5,2 à 13,2 q/ha
Teneur en morphine	1,0 à 3,2 p. 1 000
Corrélation rendt graines/morphine	$r = +0{,}498$ (S 0,05)
Corrélation rendt capsules/morphine	$r = +0{,}493$ (S 0,05)

— Ensemble des variétés 1961 :

Corrélation rendt graines/morphine	$r = 0{,}308$ (S 0,05)
Corrélation rendt capsules/morphine	$r = 0{,}173$ NS

— Œillettes 1962 :

Rendements en graines	17,9 à 28,9 q/ha
Rendement en capsules	8,6 à 13,2 q/ha
Teneur en morphine	1,2 à 4,2 p. 1 000
Corrélation rendt graines/morphine	$r = +0{,}099$ NS
Corrélation rendt capsules/morphine	$r = +0{,}150$ NS

Pour les mêmes raisons que pour les rayons stigmatiques, on trouve, dans le groupe des pavots à opium, des coefficients de corrélation positifs significatifs entre les rendements en graines et en capsules et la teneur en morphine. Par contre, dans l'ensemble des variétés d'œillette étudiées, la teneur en morphine se montre indépendante des rendements. Il est surtout intéressant de constater l'absence de corrélation négative entre quantité et qualité des capsules, ce qui laisse la possibilité de sélectionner des lignées donnant des rendements élevés en capsules riches en morphine.

En résumé, dans le matériel étudié, les différences de teneur en morphine que l'on peut mettre en relation avec des différences de couleur de graines, de forme des capsules, de rendements, sont en réalité dues à l'existence dans l'espèce *Papaver somniferum* de deux types nettement distincts, les œillettes et les pavots à opium. On ne peut tirer des observations faites sur les variétés d'œillette aucune liaison entre la teneur en morphine et un autre caractère. Seuls les résultats de l'analyse chimique des capsules peuvent permettre d'opérer une sélection.

IV. — SÉLECTION DE LIGNÉES A FORTE TENEUR EN MORPHINE

Les descendances des croisements réalisés en 1962 et 1963 ont été suivies en sélection généalogique. La génération F_1, issue des premières hybridations, a été cultivée en serre pendant l'hiver et l'étude des lignées F_3 récoltées en 1964

a montré l'existence de transgressions favorables importantes dans certains croisements :

Teneur en morphine (p. 1 000) *des parents :*

Peragis	3,0
Detenicky	3,2
Soproni	2,5
Flora II	2,7
Borgne de Sognolles	3,5
Luna	3,2

Teneur en morphine (p. 1 000) *des lignées F_3 :*

Peragis × *Detenicky*	2,2 à 5,8
Soproni × *Flora II*	2,6 à 3,8
Detenicky × *Borgne de Sognolles*	2,4 à 4,8
Flora II × *Borgne de Sognolles*	3,2 à 5,4
Detenicky × *Luna*	2,1 à 4,9
Borgne de Sognolles × *Luna*	2,0 à 4,2

Ces croisements entre variétés relativement peu ou pas sélectionnées pour la teneur en morphine et d'origines génétique et géographique variées ont accumulé des gènes différents favorables à la morphine, présents dans les divers géniteurs.

Chaque année, plusieurs centaines de lignées ont été analysées et la sélection a été opérée en fonction des teneurs en morphine et aussi de quelques autres caractéristiques : précocité, hauteur des plantes, résistance à la verse.

Le tableau 13 indique, pour les quatre dernières années, les teneurs en morphine de quelques-unes des lignées qui se classent régulièrement parmi les plus riches (tabl. 13).

TABLEAU 13

Teneur en morphine des lignées sélectionnées 1966 à 1969

Lignées		1966 F_4 et F_5	1967 F_5 et F_6	1968 F_6 et F_7	1969 F_7 et F_8
Peragis × *Detenicky*	2 515	4,2	7,0	7,0	3,5
	3 253	—	6,5	6,2	3,8
Flora II × *B. de Sognolles*	2 311	3,8	6,0	4,8	3,5
Mahndorfer × *Francopavot 4*	3 351	4,8	4,8	7,0	4,5
Francopavot 4 × *Detenicky*	3 222	—	4,2	5,8	4,0
Francopavot 47 × *Soproni*	6 135	4,0	6,0	4,2	5,0
Dubsky × *Soproni*	1 511	—	4,5	5,5	4,5
Dubsky × *Francopavot 4*	714	4,0	4,5	6,5	3,5
Nombre de lignées analysées		800	850	550	300
Variation de la teneur		0 à 4,8	1,7 à 7,2	1,5 à 7,0	2,5 à 5,0

La lignée 2515 provenant du croisement *Peragis* × *Detenicky* semble la plus intéressante. Elle présente par ailleurs l'intérêt d'être particulièrement résistante à la verse, pas trop haute et se situe généralement en tête des essais pour les rendements en graines et en capsules.

CONCLUSION

L'extraction industrielle des alcaloïdes des capsules d'œillette s'est développée dans de nombreux pays. Mais l'amélioration de la teneur en morphine constitue un objectif de sélection assez récent. Les travaux d'amélioration n'ont d'ailleurs pu être conduits de façon rationnelle que lorsque des méthodes d'analyse assez rapides et relativement précises ont été mises au point. Il est donc raisonnable de penser qu'une élévation sensible de la teneur en morphine est encore possible.

On ne connaît pas le déterminisme génétique des diverses étapes de la chaîne de synthèse qui conduit à la morphine. On ne peut considérer que le résultat final, la teneur en morphine de la capsule mûre, qui se comporte comme un caractère quantitatif montrant, malgré une forte fluctuation, une variabilité génétique importante et une héritabilité satisfaisante. Les hybrides ne manifestent pas de supériorité générale sur les lignées. Ils présentent le plus souvent une teneur en morphine intermédiaire entre celles de leurs parents. En l'absence de dominance, on ne peut donc déterminer, d'après une étude de F_1 diallèles par exemple, les combinaisons parentales qui risquent d'être les plus intéressantes. En F_2, la fluctuation importante au niveau des plantes individuelles masque en grande partie la variabilité génétique. C'est seulement par l'étude des lignées F_3 que l'on pourra avoir des renseignements sur les possibilités de sélection à partir de croisements particuliers.

Dans cette étude et dans le programme de sélection, nous avons considéré l'Œillette comme une plante à double utilisation et nous avons examiné la teneur en morphine de la capsule mûre. Nous avons vu que les conditions de milieu pouvaient avoir sur ce caractère une influence considérable. Ce fait est gênant pour le sélectionneur dans la mesure où les différences entre variétés se trouvent atténuées et où le classement peut être perturbé en conditions défavorables. Mais il est surtout très grave pour l'industriel puisque la qualité des capsules dépend en grande partie du climat de l'été. Pour éviter les pertes de morphine, on tend de plus en plus à généraliser la récolte avant maturité. Les capsules encore vertes et même la partie supérieure de la tige fournissent une matière première de qualité moyenne plus constante avec, en définitive, un rendement en morphine à l'hectare supérieur à celui que l'on peut retirer des capsules mûres. Depuis quelques années, nous avons effectué des essais pour étudier l'évolution de la teneur en morphine des différentes parties de la plante entre la floraison et la maturité et pour préciser la date optimum de récolte. Les résultats de ce travail feront l'objet d'une publication. Cependant, on peut déjà signaler que des expériences plaçant plusieurs lignées dans les mêmes conditions montrent une évolution parallèle des teneurs en morphine. La sélection entreprise en vue d'élever la teneur des capsules mûres contribuera aussi à augmenter la richesse en morphine des capsules récoltées avant maturité.

Reçu pour publication en août 1971.

SUMMARY

STUDY OF MORPHINE CONTENT IN THE OIL POPPY (*PAPAVER SOMNIFERUM* L.).

An important variability in the morphine content of ripe capsules was noticed in a collection of about 200 oil poppy and opium poppy varieties. The genetic studies on progenies from populations and the successive generations of different crosses show that despite quite a large variation caused by climatic factors heritability of morphine content is sufficient to permit an effective selection between lines. No heterosis appears for this characteristic, for which most F_1 hybrids present intermediary values of those of their parents. On the whole, for the material studied, there is no significant correlations between morphine content and characteristics such as seed colour, shape of capsules, number of stigmatic rays, seed yield, capsule yield.

The selection made amongst the progenies of crosses carried out between the best varieties of the collection has supplied some very interesting strains due to their earliness, their resistance to lodging, their yield and their high morphine content.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDERSSON G., LÖÖF B., 1966. Erhöhung des Anbauwertes des Mohns durch Züchtung. *Pharmazie*, **21**, 240-245.

ASAHINA H. *et al.*, 1957. Études de pavots et d'opiums. *Bull. des stupéfiants*, **9**, 21-34.

BALARD L.,1965. Détermination de la teneur en morphine des pavots par chromatographie sur papier. *Document Francopavot*, 6 p.

BATTERSBY A. R., BINKS R., HARPER B. J. T., 1962. Alkaloid Biosynthesis. Part. II. The biosynthesis of morphine. *J. Chem. Soc.*, 3534-3544.

BECKER W. R., INDEMANS A. W. N., 1949. La teneur en morphine et en alcaloïdes annexes des capsules de variétés d'œillette (hollandais). *Pharm. Weekblad*, **84**, 669.

BREDEMANN G., 1939. Beiträge zur Züchtung des Mohnes (*P. somniferum*) auf hohen Alkaloidgehalt. *C. R. VI Congr. Inter. Techn. chim. Ind. agr. Budapest*, **2**, 378-386.

BUNTING E. S., 1963. Changes in the capsule of *Papaver somniferum* between flowering and maturity. *Ann. appl. Biol.*, **51**, 459-471.

DANOS B., 1965. Wirkung der generativen Hybridisierung auf die Gestaltung des Alkaloidgehalts des Mohns. 1. Mitteilung : Untersuchung der Generation F_1. *Pharmazie*, **20**, 727-730.

DETERMANN W., 1940. Über Zusammenhänge zwischen Alkaloidgehalt und Zahl und Grösse der Milchröhren in den Kapseln von *Papaver somniferum*. *Z. Pflanzenzücht.*, **23**, 371-410.

DUCHNOWSKA A., PAWELCZYKE E., 1960. Analyse d'une collection de pavots comme étape préliminaire à la sélection de variétés pour la morphine (polonais). *Biul. Inst. Roslin, Leczn.*, **6**, 31-42.

FAIRBAIRN J. W., PATERSON A., 1966. Alkaloids as possible intermediaries in plant metabolism. *Nature*, **210**, 1163-1164.

FAIRBAIRN J. W., EL-MASRY S., 1968. The alkaloids of *Papaver somniferum* E. VI. « Bound » morphine and seed development. *Phytochemistry*, **7**, 181-187.

FELKLOVA M., BABKOVA K., 1958. Anatomische studien über die Milchröhren bei *Papaver somniferum* L. während der Vegetationszeit. *Pharmazie*, **13**, 220-29.

HEEGER E. F., BAUER K. H., 1940. Untersuchungen über den Morphingehalt der zum Handel zugelassenen und einiger anderen Mohnsorten und die Möglichkeit der Opiumgewinnung in Deutschen Reich. *Landw. Jahrb.*, **90**, 397-429.

HILLS K. L., 1946. The suitability of a number of varieties of opium poppy for the production of morphine from the ripe capsule. *J. Coun. sci. industr. Res. Austral.*, **19**, 177-186.

HILLS K. L., RODWELL C. N., 1950. The recombination of some varietal characters in the opium poppy. *Austral. J. agric. Res.*, **1**, 118-131.

HLAVACKOVA Z., 1955. Sélection de l'Œillette pour la teneur en morphine (tchécosl.). *Preslia*, **27**, 368-382.

HLAVACKOVA Z., 1959. Hybridations d'œillettes en vue d'augmenter la teneur en morphine des capsules sèches (tchécosl.). *Sborn. C. S. A. Z. V. rostl. vyroba.*, **32**, 521-536.

KAWATANI T., FUJITA S., 1957. On the morphological characteristics and morphine productivity of foreign opium poppies, *Papaver somniferum* L. *Bull. nation. Hyg. Laborat.*, **75**, 157-164.

KLEINSCHMIDT G., MOTHES K., 1958. Zur Züchtung eines Arzneimohns (*Papaver somniferum*). *Pharmazie*, **13**, 357-360.

KOHOUTOVA Z., 1953. Sélection de l'Œillette pour la teneur en huile (tchécosl.) *Preslia*, **25**, 97-106.

KOPP E., KOTILLA E., 1955. Essais d'amélioration du pavot alcaloïdique (roumain). *Stud. Cerc. Stin Cluj.*, **6**, 57-60.

KOPP E., 1957. Versuche zur Züchtung einer morphinreichen Mohnsorte. *Pharmazie*, **12**, 614-620.

KOPP E. *et al.*, 1961. Weitere Versuche zur Züchtung einer alkaloidreichen Mohnsorte. *Pharmazie*, **16**, 224-231.

KOROHODA J., MICZUSLA I., 1962. A trial of taking advantage of heterosis in breeding and seed production of poppy. *Pam. Pulawski*, **5**, 5-14.

LECAT P., 1956. Amélioration de la teneur en morphine des pavots œillettes (*Papaver somniferum nigrum* L.) par sélection généalogique. Influence des fertilisants minéraux sur cette teneur. *Ann. pharm. fr.*, **14**, 714-718.

LECAT P., 1959. Effets des pulvérisations d'hydrazide maléique et de sulfate de potasse sur la teneur en morphine des capsules de pavot œillette. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **45**, 592-594.

MARTINEK V., 1962. L'utilisation de l'hétérosis chez l'Œillette (tchécosl.). *Ved. Prace ustr. Vyzk. ust. Rosl. Vyr. Prace-Ruzyni*, **6**, 9-25.

MICHNA M., SZWADIAK J., 1964. The influence of crossing upon seeds crop and morphine contents in the crosses F_1 of *Papaver somniferum* L. *Hodowla Rosl. Aklim. Nasienn.*, **8**, 579-589.

MORASZ S., 1965. Steigerung der Morphingehaltes beim Mohn durch kontrollierte Selbstung. *Herba hungarica, symp. Int. Pl. Medicin. Budapest*, 27.

PARIS R. *et al.*, 1961. Évaluation par chromatographie ou électrophorèse sur papier de la morphine chez les capsules de pavot. Application à leur sélection. *Ann. pharm. fr.*, **19**, 494-500.

PIEPER H., 1939. Vergleichende Untersuchungen an Varietäten des Kulturmohns. *Landw. Jahrb.*, **69**, 333-392.

SARKANY S., DANOS B., SARKANY-KISS I., 1959. Studien über Heterosiswirkung an Mohnsortenhybriden. *Ann. Univ. Sci. Budap. Rolando Eötvös. sect. Biol.*, **2**, 211-237.

SARKANY S. *et al.*, 1959. Studien über *Papaver somniferum* L. und selektionsversuche von Mohnsorten mit grosserer Leistungfahigkeit für Morphin und Samenertrag. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.*, **5**, 97-202.

SARKANY S., DANOS B., FARKAS-RIEDEL L., 1963. Einige Probleme und neuere Ergebnisse unserer auf Erhöhung des Alkaloidgehaltes gerichteten Mohnzüchtung. *Abhand. Dtsch. Akad. Wissensch. Berlin*, **4**, 247-259.

SCHRÖDER H., 1963. Agrotechnische Probleme des Mohnanbaues zur Morphingewinnung. *Wissensch. Z. Karl Marx Univ. Leipzig*, **12**, 386-388.

STERMITZ F. R., RAPOPORT H., 1961. O-demethylation as a biosynthetic pattern in the formation of opium alkaloids. *Nature*, **169**, 310-311.

STERMITZ F. R., RAPOPORT H., 1961. The biosynthesis of opium alkaloids. Alkaloid interconversions in *P. somniferum* and *P. orientale*. *J. amer. chem. Soc.*, **63**, 4045-4050.

SZWADIAK J., MICHNA M., 1959. Nitrogen fertilization effect on seeds yield, fat and albumen content in seeds and morphine content in the poppy heads of the poppy variety K. M. *Hodowla Rosl. Aklim. Nasienn*, **3**, 229-236.

TETENYI P., LÖRINCZ C., SZABO E., 1961. Untersuchungen der infraspezifischen chemischen Differenzen bei Mohn. Beiträge zur Charakterisierung der Hybriden von *Papaver somniferum* L. × *P. orientale* L. *Pharmazie*, **16**, 426-433.

VOSKERUSA J., 1960. Untersuchungen über den Morphingehalt in Mohnkapseln. *Pharmazie*, **15**, 552-558.

VOSKERUSA J., 1961. A contribution to the study of morphine content in ripe dry poppy seed pods (*Papaver somniferum* L.). *Cas. ceskol. Akad. zem. ved. Praha*, **2**, 143-150.

ZOSCHKE M., 1962. Die genetisch bedingte Variabilität des Alkaloidgehaltes bei *Papaver somniferum L. Angew. Bot.*, **36**, 185-192.

ZOSCHKE M., 1963. Mineralstoffernährung und Morphinbildung bei *Papaver somniferum* L. *Z. Acker. u. Pflanzenbau*, **116**, 317-326.

Ann. Amélior. Plantes, 1971, **21** (4), 485-487.

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1971

G. ANAÏS. — Nouvelles orientations dans la sélection du Melon (*Cucumis melo* L.). Utilisation de la gynœcie, modification de l'expression du sexe par traitements chimiques (Gibbérellines-Ethrel) et par greffage.......... 55

G. ANAÏS. — Recherche d'une méthode pratique de sélection pour la fermeté du fruit chez la Tomate.......... 169

H. BANNEROT, M. DERIEUX, G. FOUILLOUX. — Mise en évidence d'un second gène de résistance totale à l'anthracnose chez le Haricot.......... 83

J. BISSON. — La sélection du *Chasselas*, raisin de cuve.......... 117

D. BOUBALS, M. BOURZEIX, J. GUITRAUD. — Le *Gora Chirine*, variété de vigne iranienne à faible teneur en acides organiques dans les baies.......... 281

Y. BOUCHET, G. PICQ. — Action du quintozène sur le Sclérotinia du Trèfle violet et comportement de divers cultivars vis-à-vis du parasite.......... 243

C. BRIAN, M. DURON. — Contribution à l'étude de l'incompatibilité au greffage des combinaisons Poirier-Cognassier. I. — Étude du processus d'union sur du matériel herbacé.......... 445

L. DECOURTYE, B. LANTIN. — Considérations méthodologiques sur l'isolement de mutants provoqués chez le Pommier et le Poirier.......... 29

M. DERIEUX. — Quelques données sur le comportement du Pois d'Angole en Guadeloupe (Antilles françaises).......... 373

J. DUCLOS, P. DUPUY, B. LANTIN. — Étude agronomique et technologique de quelques variétés de Framboisier.......... 287

A. GALLAIS. — Nouvelle contribution à l'étude de l'évolution de la vigueur des variétés synthétiques tétraploïdes dans le cas de panmixie.......... 141

A. GALLAIS. — Évolution de la vigueur des variétés synthétiques tétraploïdes au cours des générations de multiplication. II. — Avec déviations par rapport à la panmixie : influence de l'austostérilité, cas particulier de la multiplication des hybrides.......... 303

A. GALLAIS. — Évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication. III. — Influence de l'épistasie et du linkage dans le cas de panmixie et de croisement préférentiel.... 341

P. GUY, F. BLONDON, J. DURAND. — Action de la température et de la durée d'éclairement sur la croissance et la floraison de deux types éloignés de Luzerne cultivée, *Medicago sativa* L.......... 409

P. LECLERCQ. — La stérilité mâle cytoplasmique du Tournesol. I. — Premières études sur la restauration de la fertilité.......... 45

P. LEMATTRE. — Action d'un traitement thermique sur la dormance des Astilbes.......... 125

D. MAIZONNIER. — Utilisation des plantes haploïdes pour l'analyse du caryogramme de *Petunia hybrida* HORT.......... 257

J. MEYNET, A. CORNU, M. PAYNOT. — Analyse du fonctionnement des gènes majeurs impliqués dans la pigmentation florale du Pétunia.......... 103

J. MORICE, Jacqueline LOUARN. — Étude de la teneur en morphine chez l'Œillette (*Papaver somniferum* L.) 465
G. PELLETIER, Anne PELLETIER. — Culture *in vitro* de tissus de Trèfle blanc (*Trifolium repens*) ; variabilité des plantes régénérées 221
F. PLONKA. — La compétition pollinique chez le Lin cultivé 179
P. RAICU, Rodica CHIRILA. — Caryotype et idiogramme de deux populations roumaines de *Lolium perenne* L. et *Lolium multiflorum* LAMK 67
M. RIVES. — Principes d'une étude du déterminisme de la vigueur en vue de la création de variétés nouvelles de porte-greffes de vigueur donnée 5
M. RIVES. — L'utilisation du critère d'additivité de Tukey pour la détection des interactions entre facteurs dans les essais à deux entrées 15
M. RIVES. — Modèles à effets fixés, modèles à effets aléatoires dans l'analyse de variance 23
G. SALESSES, A. BONNET. — Étude morphologique et cytologique d'un hybride amandier × pêcher et de la forme 4*x* induite par traitement à la colchicine 75
G. SALESSES, C. JUSTE. — Recherches sur l'asphyxie radiculaire des arbres fruitiers à noyau. II. — Comportement des portes-greffes de type Pêcher et Prunier : étude de leur teneur en amygdaline et des facteurs intervenant dans l'hydrolyse de celle-ci 265
B. THIBAULT, L. HERMANN. — Essais de bouturage ligneux de la variété *Williams* (*Pyrus communis* L.) 423
Felicity VEAR, P. LECLERCQ. — Deux nouveaux gènes de résistance au Mildiou du Tournesol 251

Note technique.

Y. BOUCHET, Madina ILAMI. — Nouvelles possibilités de différenciation des variétés d'Avoine à l'aide d'applications normalisées de toxaphène 87

Chronique des livres 93, 235

CONTENTS

G. ANAÏS. — New ways for breeding Melon (*Cucumis melo* L.). Use of gynoecy, modification of sex expression by chemical treatments (Gibberellins-Ethrel) and by grafting 55
G. ANAÏS. — Study of a breeding method for Tomato fruit firmness 169
H. BANNEROT, M. DERIEUX, G. FOUILLOUX. — Displaying a second gene for complete resistance to anthracnose in Bean 83
J. BISSON. — Selection of *Chasselas* as a wine Grape 117
D. BOUBALS, M. BOURZEIX, G. GUITRAUD. — *Gora Chirine*, variety of Iranian vine with a low organic acids content in the grapes 281
Y. BOUCHET, G. PICQ. — Action of quintozene on the Sclerotinia of red Clover : behaviour of several cultivars with regard to the parasite 243
C. BRIAN, M. DURON. — Study of the Pear-Quince-graft incompatibility. I. — Normal process of union with herbaceous material 445
L. DECOURTYE, B. LANTIN. — Methodology in induced mutagenesis for Apple and Pear trees 29
M. DERIEUX. — Some data on the behaviour of Pigeon Pea, in Guadeloupe (French West Indies) 373

J. DUCLOS, P. DUPUY, B. LANTIN. — Agronomical and technological study of some Raspberry bush varieties 287
A. GALLAIS. — An other contribution to the study of vigour of tetraploid synthetic varieties in advanced generations of panmixia 141
A. GALLAIS. — Theoretical performance of synthetic tetraploid varieties in advanced generations. II. — With deviation from panmixia : influence of preferential crossfertilization ; particular case of multiplied hybrids 303
A. GALLAIS. — Vigour of synthetic diploid varieties in advanced generations. III. — Effect of epistasis and linkage in the cases of random mating and preferential crossing 341
P. GUY, F. BLONDON, J. DURAND. — Influence of temperature and duration of illumination on the growth and flowering of two different types of cultivated Lucerne, *Medicago sativa* L. 409
P. LECLERCQ. — Cytoplasmic male sterility in Sunflower. I. — Early research on restoring fertility 45
P. LEMATTRE. — Effect of a thermic treatment on the dormancy of Astilbes 125
D. MAIZONNIER. — Karyogram analysis of *Petunia hybrida* with the help of haploid plants 257
J. MEYNET, A. CORNU, M. PAYNOT. — Analysis of the action of major genes involved in the floral pigmentation of Petunia 103
J. MORICE, Jacqueline LOUARN. — Study of morphine content in the oil Poppy (*Papaver somniferus* L.) 465
G. PELLETIER, Anne PELLETIER. — White Clover (*Trifolium repens*) tissue culture, *in vitro*, variability of regenerated plants 221
F. PLONKA. — Pollen competition in cultivated Flax 179
P. RAICU, Rodica CHIRILA. — Karyotype and idiogram of two Rumanian populations of *Lolium perenne* L. and *Lolium multiflorum* LAMK. 67
M. RIVES. — Principles of a study of the determination of vigour in reference to the creation of new varieties of rootstock with a given vigour 5
M. RIVES. — Use of Tukey's additivity test for the detection of interactions between factors in two ways experiments 15
M. RIVES. — Fixed effects and random effects models of variance analysis 23
G. SALESSES, A. BONNET. — Morphological and cytological study of an Almond × Peach hybrid and of the $4x$ form induced by colchicine treatment 75
G. SALESSES, C. JUSTE. — Research on radicular asphyxia of stone-fruit trees. II. — Peach and Plum rootstocks behaviour associated with the presence in their roots of cyanogenic substances and with the factors intervening in their hydrolysis 265
B. THIBAULT, L. HERMANN. — Rooting of hardwood cutting of *Bartlett* pear. 423
Felicity VEAR, P. LECLERCQ. — The new genes giving resistance to Downy Mildew of sunflowers 251

Technical note.

Y. BOUCHET, Madina ILAMI. — New possibilities for the differenciation of Oats varieties through standardized applications of toxaphene 87
Book reviews 93, 235

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé :* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions ;* f) *résumé* anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 19 × 12,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront une épreuve à corriger.

Envoi du manuscrit : M. Mayer, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Le Directeur-Gérant : M. L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 2-1972.

Dépôt légal : 1er trimestre 1972. No d'impression : 1848.